Variations des caractères foliaires chez *Chenopodium* subg. *Ambrosia* sect. *Adenois* (Chenopodiaceae) en Amérique du Sud : valeur taxonomique et évolutive

Lidia E. SIMÓN
Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle,
16 rue Buffon, 75005 Paris, France.

RÉSUMÉ
La valeur adaptative des caractères foliaires (pilosité, type stomatique, morphologie des cellules de garde et des cellules banales de l'épiderme, surfaces glandulaires mucilagènes, cire épicuticulaire, structure, ornementations et épaisseur cuticulaires, et mésophylle) des espèces sud-américaines de *Chenopodium* subg. *Ambrosia* est discutée. Ils ont été analysés d'un point de vue taxonomique et évolutif dans la sect. *Adenois*. Des données sur la distribution et l'habitat des espèces sont présentées. Les stomates se sont révélés être un caractère important du point de vue taxonomique et évolutif. La morphologie des cellules de garde a été étudiée pour la première fois chez les Chenopodiaceae ; une terminologie en langue française pour leur description est proposée. Les aires pectinées des parois externes des cellules de garde n'avaient pas été observées auparavant dans aucune autre famille de Phanérogames. Des stomates obturés sont signalés pour la première fois chez les Chenopodiaceae. Un schéma évolutif pour la sect. *Adenois* est proposé.

MOTS CLÉS
Chenopodium subg. *Ambrosia*, Chenopodiaceae, Amérique du Sud, anatomie foliaire, écologie, évolution.

ABSTRACT
The adaptative value of leaf features (indument, stomatal type, morphology of guard cells and epidermal cells, glandular mucilagene surfaces, epicuticular wax, structure, ornamentation and thickness of the cuticle, and mesophyll) of South American species of *Chenopodium* subg. *Ambrosia* is discussed. Their taxonomic and evolutionary significance in sect. *Adenois* are analysed. Data on the distribution and habitat of the species are given. Stomata are shown to be important characters of taxonomic and evolutionary value. This is the first time that the morphology of guard cells has been studied in the Chenopodiaceae, and a terminology for their description is proposed in the French language. The pectinized areas of the outer walls of the guard cells have not been previously reported in any family of seed plants. Obtured stomata are reported for the first time in the Chenopodiaceae. A diagram of evolutionary relationships in sect. *Adenois* is proposed.

KEY WORDS
Chenopodium subg. *Ambrosia*, Chenopodiaceae, South America, leaf anatomy, ecology, evolution.

INTRODUCTION

Chenopodium L. subg. *Ambrosia* A.J. Scott comprend 31 espèces distribuées dans le monde tempéré, tempéré-froid et tempéré-chaud, groupées en 5 sections : *Adenois* (Moq.) L.E. Simón, *Orthosporum* R. Br., *Botryoides* C.A. Mey., *Meiomeria* (Standl.) A.J. Scott et *Margaritaria* Brenan (SIMÓN 1996).

La sect. *Orthosporum*, d'origine australienne, comprend 7 espèces, dont 4 endémiques d'Australie, une de Nouvelle Zélande (WILSON 1983) et 2 présentes dans ces pays et de plus naturalisées en Afrique, Europe et Amérique. La sect. *Meiomeria*, avec une seule espèce (*Chenopodium stellatum* S. Watson), est endémique des montagnes du Nord du Mexique (Cohahuila). La sect. *Margaritaria* montre une distribution transatlantique, avec une espèce en Afrique et une autre au Brésil (SIMÓN 1996). La sect. *Botryoides* possède une aire très vaste et discontinue. Ses espèces vivent en Afrique, en Asie centrale, dans la région méditerranéenne, en Amérique du Nord (S des États-Unis et Mexique) et en Amérique du Sud (Andes du Pérou, Bolivie et NW de l'Argentine). La sect. *Adenois*, avec les sous-sections *Adenois* et *Roubieva* (Moq.) L.E. Simón, est entièrement américaine ; sur 11 espèces, 9 vivent en Amérique du Sud, une en Amérique du Nord et une à la fois en Amérique du Sud et du Nord. *Chenopodium ambrosioides* L. et *C. multifidum* L., espèces médicinales originaires d'Amérique du Sud, ont été largement répandues par l'homme dans le monde tropical.

Dans un article précédent (SIMÓN 1995), j'ai présenté un schéma évolutif de *Chenopodium* subg. *Ambrosia*. À cet effet, plusieurs caractères morphologiques (port, feuille, inflorescence, fleur, fruit) et phytodermologiques (pilosité, densité stomatique, cellules épidermiques en coupe transversale), ont été analysés. J'ai aussi esquissé un historique du groupe en me basant sur la distribution géographique des caractères les plus primitifs et sur la répartition géographique actuelle des espèces. Le groupe ancestral d'origine gondwanienne, à la suite des dérives continentales, se serait scindé avec la séparation des différents blocs du Gondwana, en deux sous-ensembles qui seraient à l'origine de deux lignées évolutives :

— la lignée *Botryoides*, dont le groupe primitif aurait évolué en Afrique pour irradier ensuite vers l'Europe, l'Amérique, l'Asie et l'Australie. Les groupes dérivés A, B et C en résultent, représentés par les sect. *Meiomeria*, *Orthosporum* et *Margaritaria* respectivement ;

— la lignée *Ambrosia* (sect. *Adenois*) aurait évolué dans le S de l'Amérique du Sud. Le groupe primitif est représenté par la subsect. *Adenois* et le groupe dérivé par la subsect. *Roubieva*.

Dans la mesure où les caractères foliaires se sont révélés importants, je me propose d'approfondir leur étude et de les analyser d'un point de vue taxonomique et évolutif dans la sect. *Adenois*. Cette section est bien représentée en Amérique du Sud, où j'ai eu l'opportunité d'en examiner des représentants sur le terrain. J'y ai réalisé des observations mésologiques, des prélèvements et les fixations nécessaires pour les études anatomiques. Des prélèvements ont aussi été effectués sur d'autres espèces que j'ai rencontrées en Amérique du Sud (*C. pumilio* R. Br. et *C. carinatum* R. Br., sect. *Orthosporum* ; *C. mandonii* (S. Watson) Aellen, sect. *Botryoides*) et furent utilisés comme éléments de comparaison.

En Amérique australe, les espèces du subg. *Ambrosia* vivent entre les 13 et les 45° de latitude S. La sect. *Adenois* montre deux centres de spéciation : l'un à l'Ouest, situé dans la Cordillère des Andes (NW de l'Argentine, W du Pérou, Bolivie, Chili) ; l'autre à l'Est, dans la région qui comprend le NE argentin, le SE brésilien et l'Uruguay.

Dans leur vaste aire de distribution, ces espèces occupent des milieux semi-arides et des sols à degré de salinité variable, trouvant dans les sols dégradés des conditions de vie qui leur sont nécessaires et suffisantes. Dans ces lieux, avec des conditions édaphiques et microclimatiques différentes, les paramètres écologiques communs sont le déficit d'eau, la radiation solaire élevée, des changements brusques de température, de grands écarts thermiques entre la nuit et le jour, des sols pauvres et peu développés et l'action du vent, qui dessèche la surface du sol et accélère la transpiration des végétaux. Ces espèces ont toutes développé des caractères xéromorphes leur per-

mettant de résister à la sécheresse, qu'elle soit physique, causée par la pénurie d'eau, ou physiologique, entraînée par diverses causes qui rendent difficile l'absorption de l'eau (froid, salinité). C'est dans les feuilles, en tant qu'organe principal de régulation des pertes d'eau par transpiration que la plupart de ces caractères se manifestent. L'analyse de la morphologie foliaire, en particulier des épidermes, a donc été nécessaire pour mieux connaître les stratégies de survie qui sont à la base de la diversité du groupe.

Les stomates se sont révélés être un caractère important aussi bien du point de vue taxonomique qu'évolutif. La morphologie des cellules de garde a été étudiée pour la première fois chez les Chenopodiaceae. Les aires pectinées des cellules de garde décrites ici n'ont jamais été signalées, à ma connaissance, pour aucune autre famille de Phanérogames.

Après la présentation de la méthodologie, je ferai une description succincte des types de distribution et d'habitats des espèces étudiées. J'aborderai ensuite l'analyse des caractères foliaires, suivie d'une discussion sur leur valeur adaptative, taxonomique et évolutive. Je conclurai avec un essai de schéma évolutif de *Chenopodium* sect. *Adenois* basé sur la morphologie foliaire.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

MATÉRIEL VÉGÉTAL

Des feuilles entières, jeunes et à maturité, ont été prélevées sur des plantes vivantes récoltées au cours des voyages que j'ai effectués en Argentine et sur des échantillons d'herbier.

C. ambrosioides L. — ARGENTINA : *Arenas et al. 914*, Jujuy, Santa Catalina, fév. 1979 (CTES) ; *Novara 4821*, Salta, La Viña, déc. 1985 (MCNS) ; *Arenas 597*, Formosa, Pilagá, Misión Taacaglé, nov. 1978 (CTES) ; *Simón 6*, Buenos Aires, La Plata, fév. 1983 (LP). — BRASIL : *Krapovickas et al. 37116*, Amazonas, Manaus, jan. 1981 (CTES). — BOLIVIA : *Herzog 1470*, Río Piraí, 450 m, jan. 1911 (G-PAE) ; *Ugent & Cárdenas 4983*, Chuquisaca, Yamparáez, 2800 m (G-PAE). — CHILE : *Van Soest 46672*, Río Lapacho, mai 1967 (G-PAE). — PERU : *Iris & Ugent 1520*, Arequipa, jan. 1963 (G-PAE). — URUGUAY : *Herter 83213*, Montevideo, 1928 (G-PAE).

C. andicola (Phil.) Reiche. — BOLIVIA : *Solomon 7169*, Murillo, La Paz, 3300-3700 m, mars 1982 (MO, CTES) ; *Ceballos et al. 219*, Oruro, Poopo, 3800 m, fév. 1979 (G). — CHILE : *Dusén s.n.*, Patagonia occidentalis, Insulae Guaitecas, 1897 (G-PAE) ; Valdivia, Buchtien (G-PAE) ; *Looser s.n.*, Santiago, El Volcán, 1500 m, nov. 1925 (G-PAE). — PERU : *Macbride & Featherstone 2518*, Recuay, 9000 ft, oct. 1922 (US) ; *Weberbauer s.n.*, Puno, Azangaro, 4000 m, 1902 (G-PAE).

C. burkartii (Aellen) Vorosch. — ARGENTINA : *Venturi 68*, Tucumán, Monteros, Río Seco (SI) ; *Schinini 16158*, Chaco, San Fernando, Isla Soto, nov. 1978 (CTES) ; *Hunziker 8393*, Córdoba, San Vicente, mai 1950 (G-PAE) ; *Schinini et al. 17115*, Corrientes, San Martín, Cerro Nazareno, fév. 1979 (CTES) ; *Schinini & Vanni 45*, Lavalle, mars 1993 (CTES) ; *Cabrera 4043*, Santa Fé, Laguna Setúbal, juil. 1927 (LP) ; *Baez 461*, entre Ríos, Barrancas Diamante, oct. 1918 (G-PAE). — BRASIL : *Irgang et al. 27416*, Porto Alegre, avr. 1975 (CTES). — URUGUAY : *Herter 80512*, Canelones, La Floresta, avr. 1926 (G-PAE) ; *Simón 5*, Salto, déc. 1982 (LP).

C. chilense Schrad. — ARGENTINA : *Simón 23*, Río Negro, San Carlos de Bariloche, Lago Nahuel Huapi, jan. 1986 (LP) ; *Rúgolo et al. 257*, Neuquén, Catanhil, Río Aluminé, camino de Rahué-Pilolil, jan. 1965 (CTES) ; *Simón 25*, Chubut, Futaleufú, jan. 1986 (LP). — BOLIVIA : *Asplund 3751*, La Paz, Omasuyos, Isla del Sol, Challa, 1921 (G-PAE). — CHILE : *Caravena 3796*, Valparaíso, Estero de Chaparro, déc. 1927 (G-PAE) ; *Zollner 1257*, Antofagasta, Taconao, salar San Pedro de Atacama, 2600 m, fév. 1967 (G-PAE) ; *J. Ball s.n.*, Santiago, Cerro San Cristóbal, 1882 (G-PAE) ; *Buchtien s.n.*, Valdivia, 1902 (G-PAE).

C. dunosum L.F. Simón. — ARGENTINA : *Cabrera 3977*, entre Ríos, Gualeguaychú, déc. 1936 (LP) ; *Simón 3*, Concordia, déc. 1982 (LP). — BRASIL : *Sellow 1773*, Cerro dos Inforeados (G-PAE). — URUGUAY : *Sellow s.n.*, In maritimis Cisplatinae (P).

C. oblanceolatum Speg. — ARGENTINA : *Spegazzini s.n.*, Río Negro (LP) ; *Castellanos s.n.*, San Antonio Oeste, Camino a las Grutas, nov. 1928 (G-PAE) ; *Fisher 2407*, idem, jan. 1950 (SI) ; *Soriano 1261*, General Roca, jan. 1945 (SI) ; *Simón 18*, Neuquén, Lago Paimún, jan. 1986 (LP) ; *Simón 20*, Lago Lakar, jan. 1986 (LP) ; *Tonnelier 910*, Chubut, Trelew, mars 1899 (LP) ; *Ameghino s.n.*, Rio Chico (LP) ; *Nicora 3876*, Futaleufú (SI) ; *Simón 27*, idem, jan. 1986 (LP).

C. retusum (Juss.) Juss. ex Moq. — ARGENTINA : *Tur et al. 1764*, Buenos Aires, San Fernando, Isla Martín García, nov. 1983 (LP) ; Avellaneda, Isla Maciel, Hicken (SI). — BRASIL : *Cavanta 113*, Río de Janeiro, oct. 1959 (G-PAE) ; *Schenck 1060*, Santa Catarina, 1886 (G-PAE) ; *Krapovickas et al. 37705*, Rio Grande do Sul, Torres, jan. 1982 (CTES). — URUGUAY : *Cabrera et al. 9558*, Colonia, Riachuelo, nov. 1950 (LP) ; *Langeron s.n.*, Montevideo, Carrasco, fév. 1927 (P) ; *Herter 85721*, San José, Barra Santa Lucía, avr.

1930 (G-PAE) ; *S. Cabrera 71*, San Juan, avr. 1965 (LP) ; *Burkart 21542*, Rocha, Parque Santa Teresa, fév. 1960 (SI).

C. sooanum Aellen. — ARGENTINA : *Cabrera 9478*, Jujuy, Yavi, Cangrejillos, jan. 1948 (LP) ; *Cabrera 9034*, Salta, Quebrada de Tastil, 3400 m, fév. 1946 (LP) ; *Parodi 10901*, Tucumán, Tafí, 2600 m, jan. 1933 (G-PAE) ; *Beddfreund 108*, Catamarca, Andalgalá, fév. 1880 (LP) ; *Hunziker 5245*, La Rioja, Sierra Velazco, cerca de la mina El Cantadero, 2300 m, mars 1944 (SI) ; *Fabris et al. 6775*, Córdoba, Cuesta del Cerro Champaquí, jan. 1967 (LP) ; *Simón 9*, Mina Clavero, Altas Cumbres, fév. 1985 (LP) ; *Hunziker 11772*, San Luis, Comechingones (CORD) ; *Volponi & Zardini 119*, San Juan, Calingasta, Castaño Viejo, jan. 1971 (LP) ; *Fabris et al. 2417*, Iglesias, Rodeo, fév. 1960 (LP, CTES) ; *Kiesling et al.*, idem, fév. 1986 (CTES, SI) ; *Boelcke 10152*, Mendoza, Tunuyán, jan. 1963 (SI) ; *Proyecto Ventania 596*, Buenos Aires, Tornquist, 1983 (LP) ; *Burkart 30*, La Pampa, cerros de Lihuel Calel, nov. 1949 (SI). — BOLIVIA : *Ugent 4746*, Cochabamba, Ayopaya, Puente San Miguel, 3800 m, avr. 1963 (G-PAE).

C. venturii (Aellen) Aellen ex Vorosch. — ARGENTINA : *Fabris 4221*, Jujuy, Capital, entre León y Nevado de Chañi, Mesada, 2000 m, mars 1963 (LP) ; *Cabrera et al. 21445*, Humahuaca, Mina Aguilar, fév. 1971 (LP) ; *Novara 6462*, Salta, Santa Rosa de Tastil, mars 1986 (MCNS) ; *Descole 1446*, Tucumán, Tafí, 3200 m (LIL) ; *Castellano s.n.*, La Rioja, Famatina, jan. 1928 (G-PAE) ; *Arenas 310*, Catamarca, Antofagasta de la Sierra, fév. 1978 (CTES).

C. multifidum L. — ARGENTINA : *Cabrera 12065*, Jujuy, Huacalera (LP) ; *Novara 4741*, Salta, La Viña (MCNS) ; *Schulz 215*, Chaco, Colonia Benítez, nov. 1930 (CTES) ; *Schulz 18087*, Santiago del Estero, La Paloma, avr. 1972 (CTES) , *Lewis 1545*, Santa Fé, General López, mars 1983 (CTES) ; *Bacigalupo 206*, La Pampa, entre General Acha y Gamay, déc. 1959 (P) ; *Araque 929*, Mendoza, Villavicencio, déc. 1949 (P) ; *Simón 14*, Neuquén, Zapala, jan. 1986 (LP) ; *Simón 29*, Chubut, Trevelin, jan. 1986 (LP). — CHILE : *Elliot 76*, Valdivia, 1903 (G-PAE). — URUGUAY : *Solís et al. 116*, Flores, arroyo Arias, avr. 1994 (CTES).

C. haumanii Ulbr. — ARGENTINA : *Schinini et al. 17604*, Corrientes, Monte Caseros, Arroyo Curupí, fév. 1979 (CTES) ; *Fernández 744*, Mercedes, oct. 1980 (CTES) ; *Burkart 844*, entre Ríos, Concordia (G-PAE) ; *Simón 4*, idem, déc. 1986 (LP). — BRASIL : *Krapovickas et al. 22787*, Río Grande do Sul, Alegrete, jan. 1973 (CTES). — URUGUAY : *Rosengurtt 741*, Florida, Cerro Colorado (G-PAE) ; *Rosengurtt 1558*, Soriano, Juan Jackson, Arroyo Grande, déc. 1935 (G-PAE) ; *Rosengurtt s.n.*, Flores, Río Yi, Arroyo Marincho, nov. 1936 (G-PAE).

C. microcarpum (Phil.) Troncoso. — CHILE : *D'Urville s.n.*, Santiago (P) ; *Zöllner 2256*, idem, Im Marga-Marga-Tal bei Quilpué, in sandigen Flussbett, 1968 (G-PAE).

C. minuatum Aellen. — BRASIL : *Glaziou 11435*, Río de Janeiro (G-PAE, P).

C. pumilio R. Br. — ARGENTINA : *Hunziker 17379*, Córdoba, Capital, Plaza San Martín (CORD) ; *Hunziker 16517, 16519, 16520*, Tercero Arriba, Cabaña Santa María, juin 1963 (CORD) ; *Lanfranchi 1697*, Buenos Aires, Tigre (SI) ; *Simón 39*, Lincoln, fév. 1986 (LP).

C. carinatum R. Br. — ARGENTINA : *Hunziker 15525*, Misiones, Iguazú, Pto. Esperanza, oct. 1960 (CORD) ; *Novara 3479*, Salta, Anta, entre J.V. González y Gaona, mai 1983 (MCNS) ; *Krapovickas et al. 35738*, Metán, entre Las Juntas y Río Las Piedras, avr. 1980 (CTES) ; *Krapovickas 37382*, Santiago del Estero, mai 1981 (CTES) ; *Villa Carrenzo 280*, Burruyacú, Gobernador Garmendia, mars 1966 (LIL) ; *Hunziker 8778*, Córdoba, Capital, Villa Warcalde (CORD) ; *Hunziker 12359*, Río Primero, 5 km de San Teodoro (CORD) ; *Hunziker 12359*, Totoral, entre Jesús María y Villa General Mitre, avr. 1957 (CORD) ; *Simón 11*, La Carlota, fév. 1985 (LP).

C. mandonii (S. Watson) Aellen. — ARGENTINA : *Lupo 126*, Jujuy, Yavi, 3440 m, avr. 1991 (CTES) ; *Novara 2644*, Salta, Molinos, Luracatao, Laguna Brealito, 3000-3500 m (LP) ; *Núñez 546*, Cachi, Cerro La Apacheta, 4500 m, avr. 1989 (CTES) ; *Krapovickas 21856*, Tucumán, Tafí (CTES) ; *Zardini 290*, idem, Cumbres Calchaquíes, La Queñoa (LP) ; *Hunziker 19048*, Catamarca, Sierra de Ambato (G-PAE) ; *Morello XI*, La Rioja, Sierra Velazco, 1945 (LP) ; *Kiesling et al. 6028*, San Juan, Zonda, Agua Pinto, 2500 m, fév. 1986 (SI-CTES). — BOLIVIA : *Buchtien 4562*, La Paz, 3500 m, 1910 (G-PAE) ; *Ugent et al. 4571*, Cochabamba, Cerro San Pedro, 2625 m, mars 1963 (G-PAE). — PERU : *Escómel s.n.*, Arequipa, Compañía de Jesús, 1920 (P).

MÉTHODES

Le matériel vivant a été fixé dans le Craf III (RAGONESE 1968), dans le FAA (formol, alcool éthylique, acide acétique) ou dans le FAP (formol, alcool éthylique, acide propionique). Les échantillons d'herbier ont été ré-hydratés par ébullition dans l'eau et immergés dans une solution conservatrice (alcool 95%, 540 ml ; glycérine, 250 ml ; eau, 210 ml).

Le tissu épidermique dans son ensemble a été observé sur des lambeaux prélevés des faces abaxiales et adaxiales des feuilles. Pour l'examen topographique, les surfaces foliaires, éclaircies et colorées selon la méthode de DIZEO DE STRITTMATTER (1973), ont été observées au microscope optique. Le matériel coloré à été ensuite déshydraté dans des mélanges éthanol-butanol et monté dans le Cytoseal 280. Des sections

transversales sériées ont été effectuées à partir de fragments de feuilles déshydratés dans des mélanges éthanol-butanol, puis incluses dans la paraffine pour être ensuite colorées à la saftanine- « fast-green » (JOHANSEN 1940). Les préparations ont été montées dans le Cytoseal 280.

Des feuilles et des coupes sériées réalisées à la main à partir de matériel frais (certaines colorations spécifiques mettant en évidence le contenu vacuolaire ou la nature des parois ne peuvent être exécutées qu'à partir de matériel frais) et de matériel fixé par le Craf III ont été colorées suivant plusieurs techniques afin de mettre en évidence différents organites et substances chimiques : safranine (JOHANSEN 1940) pour les noyaux et les parois secondaires ; Soudan III pour la cutine (BELIN-DEPOUX 1986) ; acide sulfurique iodé pour la cellulose (BELIN-DEPOUX 1986) ; phloroglucinol pour la lignine (GURR 1965) ; rouge de ruthénium (PEACOCK 1966) pour les mucilages et les pectates ; test « par absence » (JOHANSEN 1940) pour les substances pectiques ; bleu de méthylène (JOHANSEN 1940) pour les mucilages ; bleu d'indophénol (PEACOCK 1966) pour les huiles essentielles ; Soudan IV (JOHANSEN 1940) pour les substances lipidiques en général.

La coloration métachromatique par le bleu de Toluidine (0,05% dans l'eau, puis les sections sont traitées par une solution de molybdate d'ammonium à 1%) pour les polyphénols et les pectates, a été appliquée sur le matériel fixé par le FAA.

Dans tous les cas où l'état du matériel l'a permis, une étude du développement des stomates a été effectuée à partir d'échantillons fixés sur le terrain par le Craf III et colorés par la coloration de FOSTER (1934). Chez *C. minuatum*, espèce connue seulement par le type, l'analyse de l'épiderme et des stomates n'a pas été faite.

Des fragments de feuilles métallisées à l'or-paladium ont été observés au microscope électronique à balayage dans le Laboratoire de Microscopie Electronique du Muséum de Sciences Naturelles de La Plata.

Les préparations anatomiques sont déposées dans le Laboratoire d'études d'Anatomie Végétale évolutive et systématique (L.E.A.V.E.S.) de l'Université de La Plata.

TYPES DE DISTRIBUTION ET HABITATS

D'après leur origine, les espèces de *Chenopodium* subg. *Ambrosia* présentes en Amérique australe peuvent être classées en :

1. **Espèces indigènes, subendémiques et subcosmopolites** : d'un point de vue taxonomique elles appartiennent dans leur majorité à la sect. *Adenois* : *C. andicola*, *C. chilense*, *C. venturii*, *C. oblanceolatum*, *C. sooanum*, *C. microcarpum*, *C. burkartii*, *C. haumanii*, *C. retusum*, *C. dunosum*. *Chenopodium mandonii* appartient à la sect. *Botryoides* ; ses parents les plus proches vivent dans les aires subdésertiques de l'Amérique du Nord. Cette distribution disjointe plaide pour une aire vaste dans des périodes de sécheresse généralisée, dont cette espèce reste comme témoin relictuel (SIMÓN 1996). Bien qu'elle soit l'espèce la plus évoluée du groupe *Botryoides*, elle reste primitive parmi les *Chenopodium* du subg. *Ambrosia*. Elle est confinée aux sommets (au-dessus de 2000 m) où elle trouve les conditions écologiques favorables à son développement (radiation solaire élevée ; sols rocailleux siliceux, très pauvres en matière organique, peu développés) et surtout où la compétition avec d'autres espèces est moindre. *Chenopodium minuatum* (sect. *Margaritaria*) serait aussi une espèce indigène, sauf preuve d'introduction récente (SIMÓN 1995, 1996).

2. **Espèces indigènes cosmopolites** : *C. ambrosioides* et *C. multifidum* (sect. *Adenois*), vraisemblablement d'origine sud-américaine — la présence dans le site des espèces très apparentées en constitue une preuve — se sont acclimatées dans toutes les régions tempérées et tempérées-chaudes du monde. L'homme, qui les utilise à cause de leurs propriétés médicinales, a sûrement contribué à cette large distribution,

3. **Espèces exotiques adventices** : *C. pumilio* et *C. carinatum* (sect. *Orthosporum*), d'origine australienne se sont acclimatées en Afrique, Europe et Amérique. En Amérique Australe elles vivent en Argentine où elles auraient pu être accidentellement introduites dans des arrivages de laine en provenance d'Australie. Initialement citées pour Misiones et Córdoba respectivement (HUNZIKER 1955, 1961, 1965), actuellement *C. carinatum* se trouve aussi dans les provinces de Santa Fé, Santiago del Estero, Salta, Tucumán et Córdoba et *C. pumilio* a élargi son aire vers le S, arrivant au NW de la Province de Buenos Aires.

Par rapport à leurs habitats, nous pouvons considérer trois groupes d'espèces : montagnardes strictes (*C. mandonii*, *C. venturii*, *C. andicola*, *C. chilense*, *C. microcarpum*) ; monta-

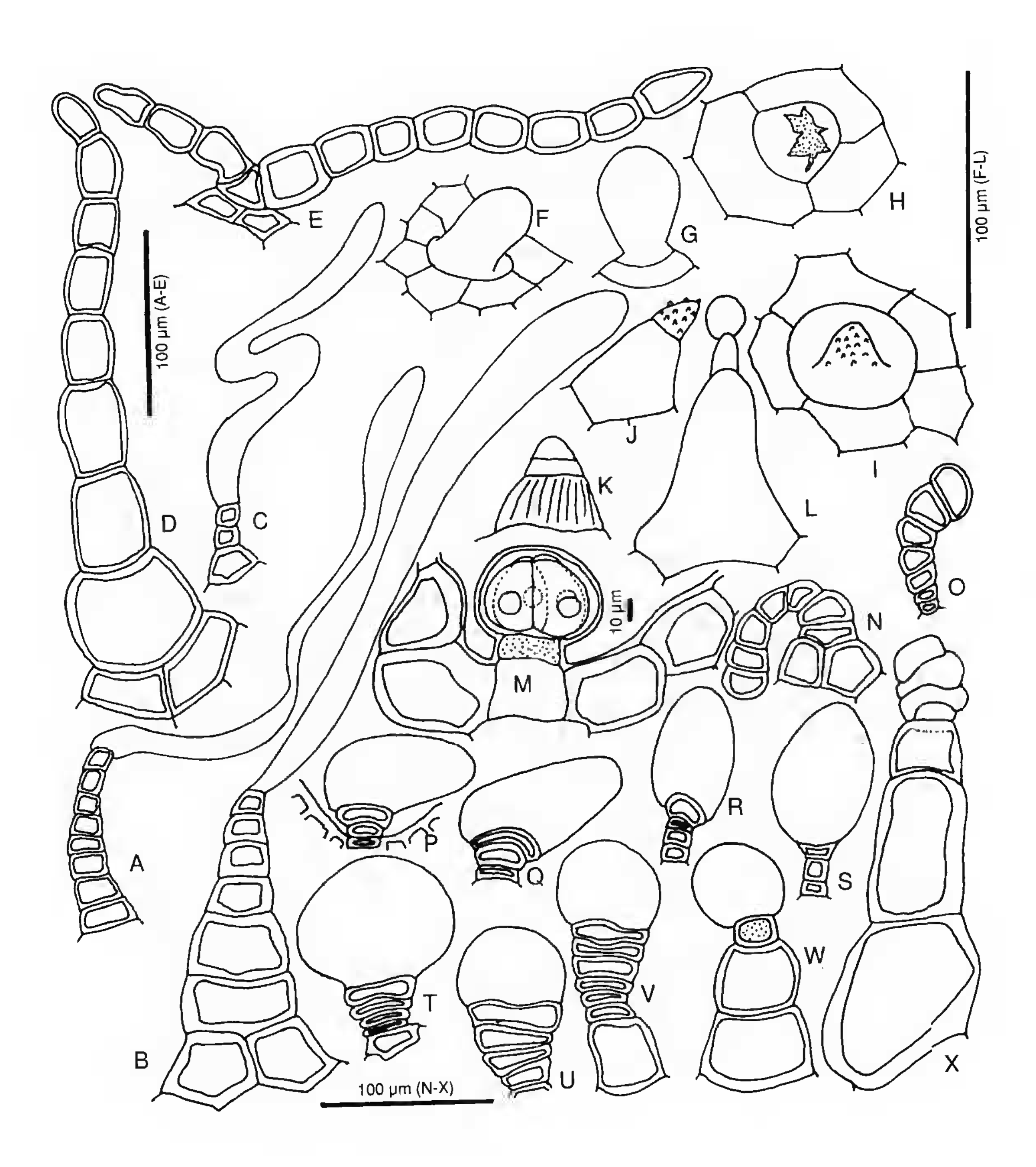


Fig. 1. — ***Chenopodium*** subg. ***Ambrosia***, pilosité : **A-E**, poils tecteurs (A-C, sect. *Adenois* ; D, sect. *Margaritaria*, *Orthosporum* et *Botryoides* ; E, sect. *Orthosporum*) ; **F-X**, poils glanduleux (F-L, poils sécréteurs de mucilages, sect *Adenois* ; M, poil sécréteur de solutions salines, sect. *Adenois* ; N-X, poils sécréteurs d'huiles essentielles ; N-S, sect. *Adenois* ; T, sect. *Botryoides* ; U-X, sect. *Margaritaria* et *Orthosporum*).

gnardes facultatives (*C. oblanceolatum, C. sooanum*) et planitiaires (*C. burkartii, C. retusum, C. dunosum, C. baumanii*).

CARACTÈRES FOLIAIRES

Morphologie foliaire externe

La tendance évolutive générale dans le subg. *Ambrosia* va vers la réduction foliaire (SIMÓN 1995). Dans les groupes primitifs des deux lignées reconnues précédemment cette tendance se manifeste déjà, mais ce sont les espèces des groupes dérivés qui présentent les feuilles les plus réduites. En général, dans la lignée *Ambrosia* (sect. *Adenois*, subsect. *Adenois* et *Roubieva*), elles sont à limbe étroit et à marge incurvée et épaisse tandis que dans la lignée *Botryoides* (sect. *Botryoides*, *Orthosporum*, *Margaritaria* et *Meiomeria*), les feuilles sont à limbe large et à marge plane et mince.

Valeur adaptative. — Dans l'environnement où ces plantes vivent, la réduction de la surface foliaire est une adaptation qui leur permet d'assurer une meilleure efficacité photosynthétique, une convection de la chaleur plus effective (STEBBINS 1976) ainsi qu'une résistance accrue aux effets mécaniques du vent.

Les marges révolutées créent une aire protégée de l'évaporation dans les faces abaxiales. Ceci, associé à la couverture pileuse, permet une densité stomatique élevée nécessaire pour la captation du CO_2 dont la disponibilité constitue le facteur limitant de la photosynthèse dans les environnements à haute radiation solaire (STEBBINS 1976).

Pilosité

La pilosité est un des éléments les plus évidents pour distinguer le subg. *Ambrosia* du subg. *Chenopodium*. Chez ce dernier toutes les espèces présentent un seul type de poil glanduleux sécréteur de solutions salines (SIMÓN 1991), similaire aux glandes à sel d'*Atriplex* (FAHN 1979 ; CAROLIN 1983). Les espèces du subg. *Ambrosia* possèdent à la fois des poils tecteurs et de poils glanduleux, ceci étant un caractère évolutif important pour la systématique des sections (SIMÓN 1995).

Les espèces de la sect. *Adenois* [*C. ambrosioides*,

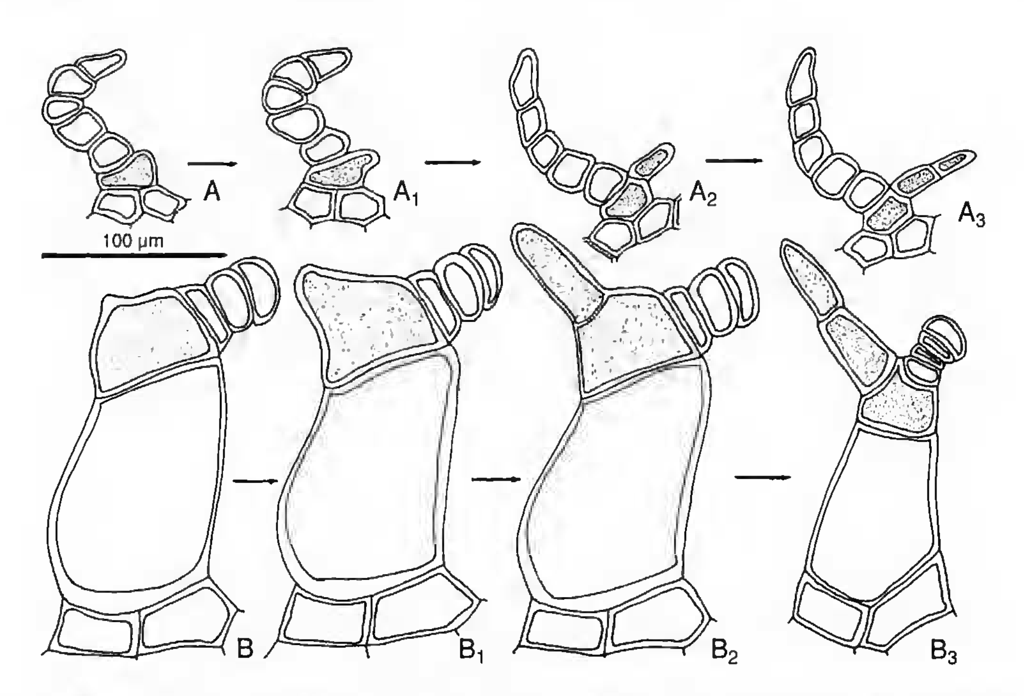


Fig. 2. — ***Chenopodium*** subg. ***Ambrosia***, développement des poils bifurqués : **A-A_3**, poil bifurqué non glanduleux ; **B-B_3**, développement de la branche non glanduleuse du poil bifurqué mixte.

C. andicola, C. chilense, C. venturii, C. sooanum, C. oblanceolatum, C. burkartii, C. retusum, C. dunosum (subsect. *Adenois*), *C. baumanii, C. multifidum* et *C. microcarpum* (subsect. *Roubieva*)] présentent toutes les mêmes types morphologiques de poils.

1. Poils tecteurs simples, pluricellulaires, unisériés, avec une base 1-2-cellulaire, un corps 2-10-cellulaire et une tête unicellulaire tubuleuse et allongée en forme de fouet (Fig. 1A-C).

2. Plusieurs types de poils glanduleux :

— Poils sécréteurs de mucilage : unicellulaires (Fig. 1F-I) et paucicellulaires unisériés (Fig. 1J-L, 3A).

— Poils sécréteurs de solutions salines, pluricellulaires avec une base unicellulaire et une tête 4-cellulaire ; enfoncés dans l'épiderme (Fig. 1M, 3B).

— Deux types morphologiques de poils sécréteurs d'huiles essentielles :

a) pluricellulaires unisériés avec une base 1-2-cellulaire ; un corps 4-10-cellulaire ; une tête 1-cellulaire sphérique et de taille similaire aux cellules du corps (Fig. 1N-O, 3C) ;

b) pluricellulaires unisériés avec une base unicellulaire ; un corps 2-5-cellulaire dont la taille augmente vers la cellule apicale ; une tête unicellulaire ovoïdale ou pyriforme (Fig. 1P-S, 3D). Ces poils forment des « nids pileux » (Fig. 3D) dans l'épiderme abaxial de *C. sooanum*, la couverture pileuse étant donc très dense (SIMÓN 1987) ; chez *C. ambrosioides* ils sont solitaires et enfoncés dans l'épiderme et dans les autres espèces solitaires et au niveau des cellules épidermiques.

Chenopodium mandonii (sect. *Botryoides*) présente une pilosité peu diversifiée, constituée par :

— des poils tecteurs simples pluricellulaires unisériés, avec une base 2-cellulaire, un corps 3-10-cellulaire, et une tête unicellulaire en forme de cylindre ou de cône (Fig. 1D, 3E) ;

— des poils glanduleux, sécréteurs d'huiles essentielles, pluricellulaires, unisériés avec une base unicellulaire, un corps 3-7-cellulaire et une tête unicellulaire sphérique (Fig. 1T, 3G).

Chenopodium minuatum (sect. *Margaritaria*) présente des poils tecteurs similaires à ceux décrits pour *C. mandonii*. En revanche, la pilosité glanduleuse se diversifie. Elle est constituée par le type morphologique décrit pour *C. mandonii* (Fig. 1U-V) auquel s'ajoutent :

— des poils glanduleux, sécréteurs d'huiles essentielles, pluricellulaires, unisériés, à base unicellulaire plus grande que les cellules du corps ; corps 3,5-cellulaire dont la cellule apicale est la plus petite ; tête unicellulaire sphérique (Fig. 1W, 3F) ;

— des poils glanduleux, sécréteurs d'huiles essentielles, pluricellulaires, unisériés, à base unicellulaire plus grande que les cellules du corps ; corps 3-5-cellulaire dont la cellule apicale est la plus petite ; tête 3-4-cellulaire constitué par des cellules aplaties superposées qui forment une structure sphérique (Fig. 1X).

Deux types morphologiques supplémentaires sont présents chez *C. pumilio* et *C. carinatum* (sect. *Orthosporum*) :

— des poils tecteurs bifurqués avec une base unicellulaire ; un corps, en forme de V ou de J, chaque branche, pluricellulaire, uniseriée est constituée par 3-10 cellules et une tête unicellulaire en forme de cône (Fig. 1E, 2A-A_3).

— des poils bifurqués mixtes avec un secteur non glanduleux et un secteur glanduleux sécréteur d'huiles essentielles (Fig. 2B_3). Ces poils se forment à partir des poils glanduleux pluricellulaires unisériés dont l'avant dernière cellule du corps, qui maintient sa capacité méristématique, se divise maintes fois pour former la branche non glanduleuse, pluricellulaire, uniseriée (Fig. 2B-B_3). Des types morphologiques assez proches (avec deux ou trois branches non glanduleuses) ont été illustrés par GOTTSCHALL (1900) et par WURDACK (1986) pour les Melastomataceae. Ils les appellent glandes latérales (« lateral glands »). FAHN (1988) illustre un poil similaire, avec plusieurs branches non glanduleuses et une glanduleuse, qui a été signalé par AZIZIA & CUTLER (1982) chez *Phlomis spp.* (Labiatae) et par WERKER et al. (1985) chez *Rosmarinus officinale* L. (Labiatae).

Les cellules de la base et du corps de tous les types morphologiques de poils sont cutinisées. FAHN (1986) a démontré que les cellules cutini-

sées de poils non glanduleux de 12 espèces de xérophytes agissent de la même façon que les cellules de l'endoderme en empêchant le flux d'eau apoplastique vers le poil. Les cellules cutinisées du corps des poils glanduleux agiraient aussi comme un endoderme, empêchant les solutions sécrétées de revenir vers la plante à travers l'apoplaste (FAHN 1979).

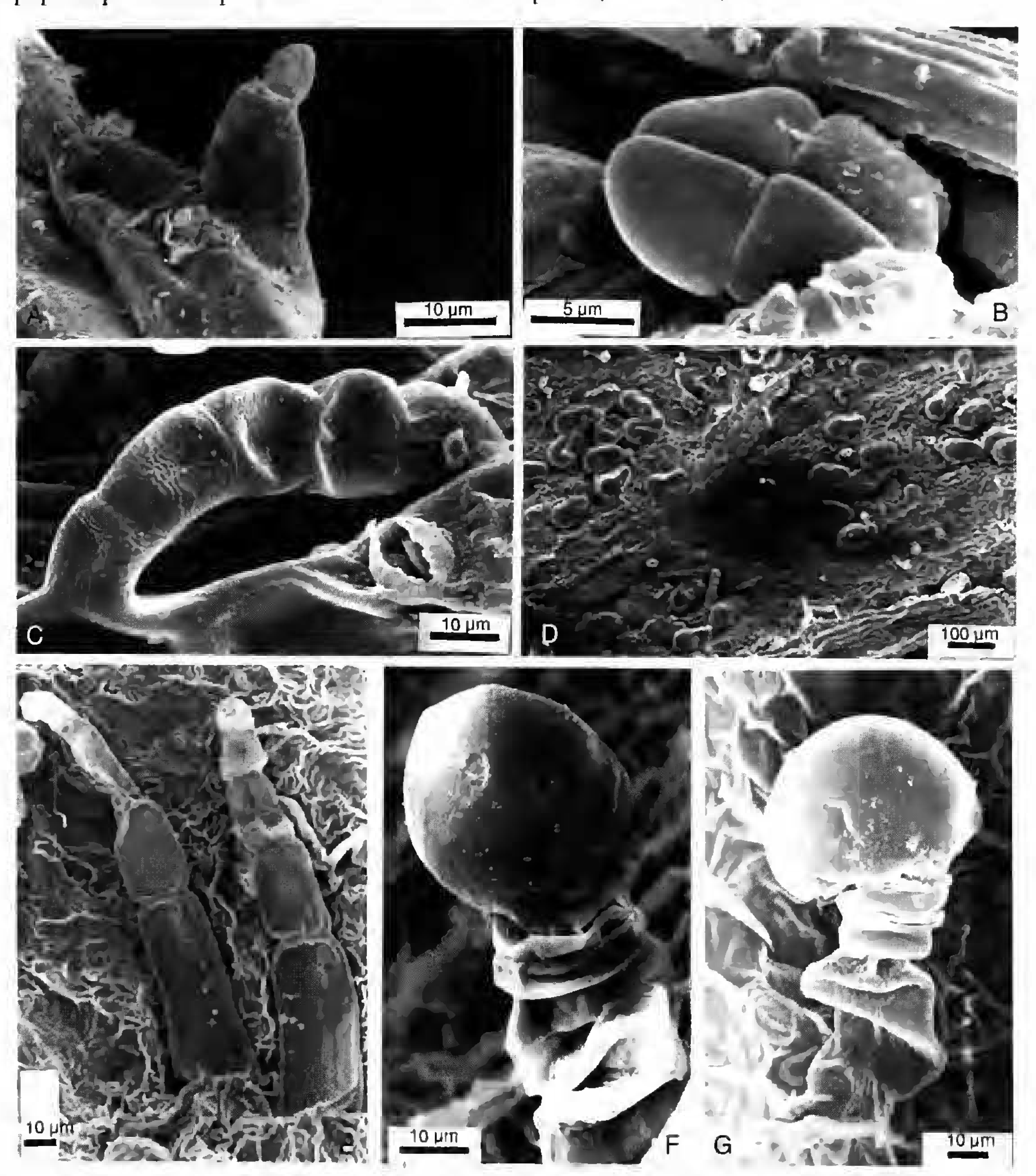


Fig. 3. — ***Chenopodium*** subg. ***Ambrosia***, pilosité au MeB (A-D : sect. *Adenois* ; E-G, sect. *Orthosporum* et *Botryoides*) : **A**, poil glanduleux paucicellulaire chez *C. burkartii* (*Hunziker 8393*, GPAE) ; **B**, poil glanduleux pluricellulaire à tête 4-cellulaire chez *C. haumanii* (*Schinini 17604*, CTES) ; **C**, poil glanduleux pluricellulaire chez *C. retusum* (*Tur et al. 1764*, LP) ; **D**, nids pileux chez *C. sooanum* (*Fabris 2417*, LP) ; **E**, poils tecteurs chez *C. pumilio* (*Hunziker 16517*, CORD) ; **F**, poil glanduleux chez *C. carinatum* (*Krapovickas 37382*, CTES) ; **G**, poil glanduleux chez *C. mandonii* (*Krapovickas 21856*, CTES).

Valeur adaptative. — La pilosité en général agit comme un écran qui reflète la lumière solaire ; de plus, l'évaporation des huiles essentielles produites par les poils glanduleux augmente la densité de l'air dans sa couche située juste sur le limbe (BÖCHER 1979). L'épaisseur de cette dernière est augmentée par l'ensemble des poils, des substances sécrétées et les particules du sol qui y adhèrent. Ceci permet d'atténuer l'absorption de radiations ultraviolettes, minimiser le surchauffement foliaire et ralentir le mouvement d'air dans la surface, ce qui conduit à une réduction de la transpiration et constitue à la fois une adaptation du processus photosynthétique aux endroits arides et chauds. Cette acclimatation morphologique, obtenue dans le cas présent par le biais de la pilosité (et d'autres structures réflectantes tel que les cires) consiste à limiter l'absorption de lumière au fur et à mesure que la température de l'air augmente, de cette façon, la température de la feuille se maintient presque constante et proche de la valeur optimale pour la photosynthèse (EHLERINGER et al. 1981). Une protection efficace contre l'attaque des herbivores et l'oviposition d'insectes est aussi assurée (FAHN & SHIMONY 1996). Les mucilages sécrétés par certains types de poils peuvent préserver la surface foliaire du dessèchement et des dégradations causés par le vent. Ils pourraient aussi contribuer à éviter des refroidissements et/ou des surchauffements excessifs de la surface foliaire.

Certains poils pourraient avoir aussi une fonction d'absorption d'eau, ceci étant d'autant plus envisageable que des plis orientés radialement se situent autour de leur base.

STOMATES

Les feuilles des espèces analysées sont amphistomatiques mais la densité est plus élevée dans l'épiderme abaxial. Au niveau des nervures, les stomates sont absents. Les épidermes sont de type mélangé, c'est-à-dire que de nouveaux stomates se forment encore entre les stomates adultes.

La position des stomates dans les sections transversales varie selon les espèces. Ils peuvent se trouver au même niveau, enfoncés ou saillants par rapport à l'épiderme voisin. Parmi ces derniers, deux cas sont possibles : type a, les cellules de garde seules dépassent totalement ou partiellement aussi bien les cellules péri-stomatiques que les cellules banales de l'épiderme (Fig. 4B) ; type b, les cellules de garde et un cycle de cellules péri-stomatiques dépassent les cellules banales de l'épiderme (Fig. 4C).

Les stomates qui se trouvent au niveau de l'épiderme (Fig. 4A) et les saillants de type a (Fig. 4B) prédominent dans la sect. *Adenois*, et, en général,

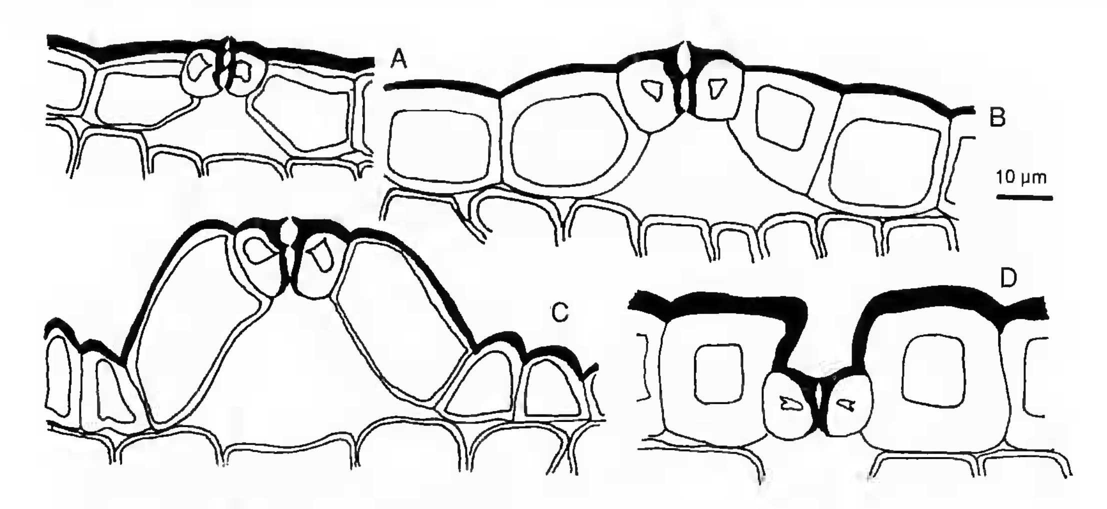


Fig. 4. — ***Chenopodium*** subg. ***Ambrosia***, position des stomates : **A**, stomate au niveau de l'épiderme chez *C. chilense* (*Simón 25*, LP) ; **B**, stomate saillant du type a chez *C. oblanceolatum* (*Simón 18*, LP) ; **C**, stomate saillant du type b chez *C. dunosum* (*Cabrera 3977*, LP) ; **D**, stomate enfoncé chez *C. sooanum* (*Cabrera 9478*, LP).

dans toutes les espèces du subg. *Ambrosia* qui vivent en Amérique du Sud ; ils sont présents dans toutes les espèces en proportions diverses. Les stomates enfoncés (Fig. 4D) apparaissent dans l'épiderme adaxial de *C. sooanum*, *C. retusum* et *C. microcarpum* tandis que les saillants de type b (Fig. 4C) dans les épidermes adaxial et abaxial de *C. dunosum*, et dans l'épiderme abaxial de *C. retusum*, *C. sooanum*, *C. multifidum* et *C. pumilio*.

Suivant la terminologie proposée par ROLLERI et al. (1987) j'appelle cellules péri-stomatiques toutes les cellules qui entourent les cellules de garde, quelle que soit leur morphologie. Les cellules annexes sont des cellules péri-stomatiques qui présentent des différences morphologiques par rapport aux cellules banales de l'épiderme qui les entourent. Les cellules voisines sont des cellules péri-stomatiques morphologiquement similaires aux cellules banales de l'épiderme.

TYPES STOMATIQUES

Des stomates de « type renonculacé » (c'est-à-dire anomocytiques) et des paracytiques ont été cités par METCALFE & CHALK (1957, 1979) pour la famille des Chenopodiaceae. SAADOUN & DECAMPS (1991) dans une étude qui concerne 15 genres de Chenopodiaceae de la région méditerranéenne (hors *Chenopodium*), trouvent les types anomocytiques périgènes et mésopérigènes, anisocytiques et paracytiques mésopérigènes et les anisocytiques et paracytiques mésogènes. Pour le genre *Chenopodium* en particulier, GATUSO & GATUSO (1987) observent les types anomocytiques, tétracytiques et anisocytiques, périgènes et méso-périgènes, chez *Chenopodium ambrosioides*.

Les types stomatiques ont été décrits suivant la terminologie morpho-ontogénique proposée par GUYOT (1966). Les types staurocytiques méso-périgènes et cyclocytiques, méso-périgènes et mésogènes, correspondent aux types stauro-mesoperigenous, cyclo-mesoperigenous et cyclo-mesogenous de la classification de FRYNS-CLAESSENS & VAN COTTHEM (1973).

Rappelons que, d'après leur origine ontogénique, les stomates peuvent être classés en :

— Stomates périgènes : la cellule méristémoïde, se divise pour donner les deux cellules de garde. Le stomate adulte est entouré uniquement par des cellules banales de l'épiderme, toutes semblables (« cellules voisines », selon la terminologie proposée par ROLLERI et al. 1987).

— Stomates méso-périgènes : deux cas sont possibles : 1. La cellule méristémoïde se divise inégalement pour donner naissance à la cellule-mère du stomate et sa cellule-soeur ; la cellule-mère par une deuxième division donne naissance aux cellules de garde. Le stomate sera entouré par une cellule péri-stomatique d'origine mésogène et des cellules banales de l'épiderme (péri-stomatiques d'origine périgène). 2. Une première division inégale cloisonne la cellule méristémoïde en deux cellules. La plus petite des cellules résultantes subit une deuxième division pour donner naissance à la cellule-mère que se divisera à son tour pour donner les cellules de garde. Le stomate sera entouré par deux cellules péri-stomatiques d'origine mésogène et une cellule banale de l'épiderme (péri-stomatique d'origine périgène).

— Stomates mésogènes : la cellule méristémoïde se cloisonne en donnant des cellules qui entourent complètement la cellule-mère du stomate. Les cellules de garde et toutes les cellules péri-stomatiques ont le même origine.

Les types stomatiques trouvés sont :

Anomocytiques périgènes (Fig. 5A-A_3) et **méso-périgènes** (Fig. 5B-B"$_4$). Les stomates anomocytiques sont le seul type présent chez *C. venturii* et *C. mandonii*. Ils se trouvent en proportion variable, mélangés à d'autres types, chez *C. chilense*, *C. andicola*, *C. microcarpum*, *C. oblanceolatum*, *C. haumanii*, *C. multifidum*, *C. ambrosioides*, *C. pumilio* et *C. carinatum*. Ils sont absents chez *C. sooanum*, *C. burkartii* et *C. dunosum*.

Anisocytiques méso-périgènes (Fig. 5C-C_5). Ils se trouvent en proportion variable chez *C. chilense*, *C. andicola*, *C. microcarpum*, *C. oblanceolatum*, *C. haumanii*, *C. multifidum*, *C. ambrosioides*, *C. pumilio* et *C. carinatum*.

Staurocytiques méso-périgènes (Fig. 5C-C'$_5$). Ils se trouvent en proportion variable chez *C. chilense*, *C. andicola*, *C. microcarpum*, *C. oblanceolatum*, *C. sooanum*, *C. burkartii*, *C. retusum*, *C. dunosum*, *C. haumanii*, *C. multifidum*, *C. ambrosioides*, *C. pumilio* et *C. carinatum*.

Tétracytiques méso-périgènes (Fig. 5C-C"$_5$). Ils se trouvent en proportion variable chez *C.*

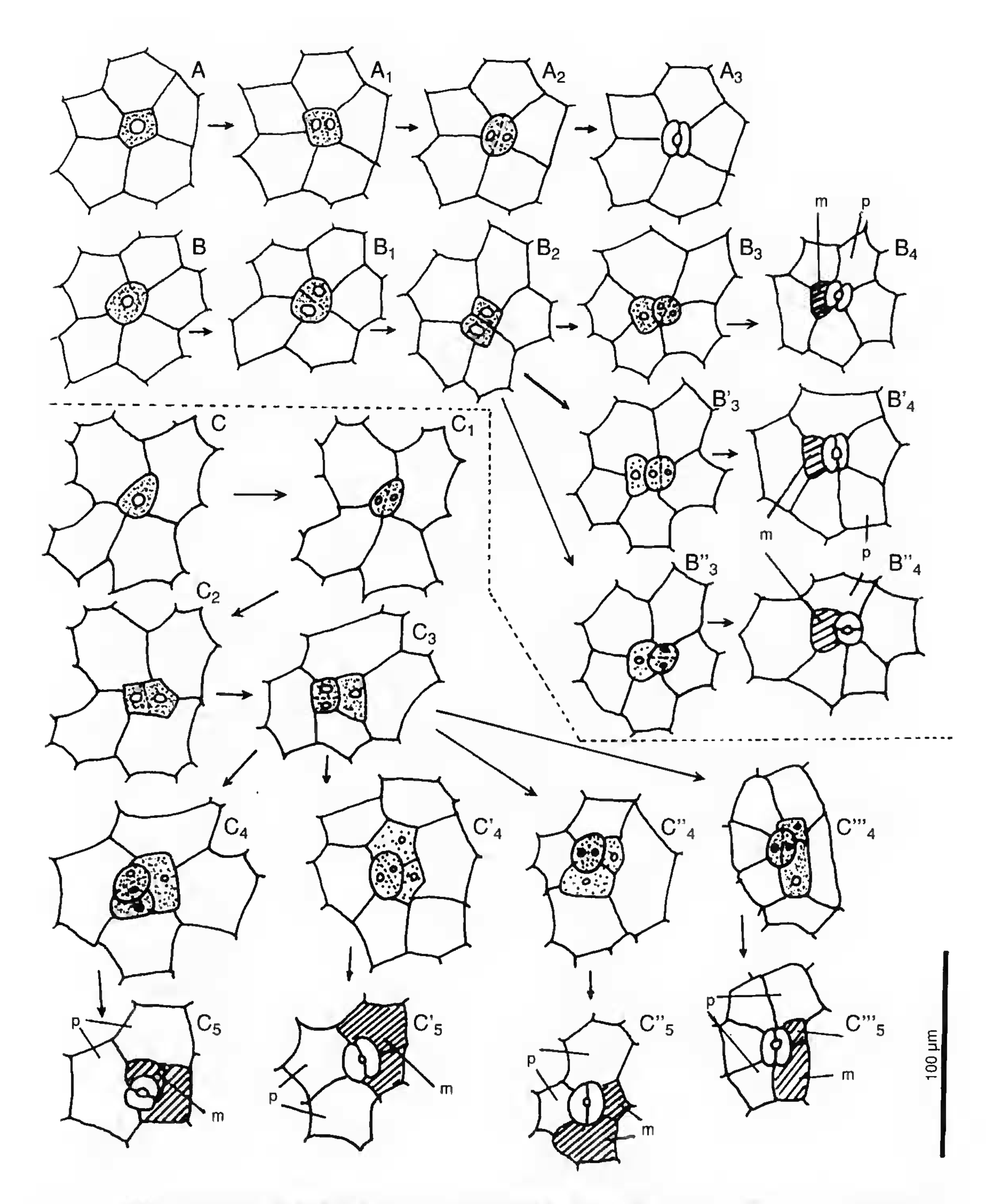


Fig. 5. — ***Chenopodium*** subg. ***Ambrosia***, stomatogénèses périgène et méso-périgènes : **A-A_3**, stomates anomocytiques périgènes ; **B-B"$_4$**, stomates anomocytiques méso-périgènes ; **C-C_5**, stomates anisocytiques mésopérigènes ; **C-C'$_5$**, stomates staurocytiques méso-périgènes ; **C-C"$_5$**, stomates tétracytiques méso-périgènes ; **C-C'"$_5$**, stomates cyclocytiques méso-périgènes. (En pointillé, cellules méristémoïdes et très jeunes cellules issues des mitoses ; m, péri-stomatique d'origine mésogène ; p, péri-stomatique d'origine périgène ; en hachuré, jeunes cellules ; en blanc, cellules épidermiques adultes).

chilense, C. andicola, C. microcarpum, C. oblanceolatum, C. burkartii, C. dunosum, C. baumanii, C. multifidum, C. ambrosioides, C. pumilio et *C. carinatum*.

Cyclocytiques méso-périgènes (Fig. 5C-C'''$_5$). Ils se trouvent en proportion variable chez *C. chilense, C. andicola, C. microcarpum, C. oblanceolatum, C. sooanum, C. burkartii, C. retusum, C. dunosum, C. multifidum, C. ambrosioides, C. pumilio* et *C. carinatum*.

Bicytiques diacytiques (Fig. 6A-A$_4$) **et paracytiques** (Fig. 6A-B$_3$) **mésogènes**. Ils se trouvent en proportion variable chez *C. baumanii, C. multifidum, C. ambrosioides, C. pumilio* et *C. carinatum*.

Anisocytiques mésogènes (Fig. 6A,D-D$_4$). Ils se trouvent en proportion variable chez *C. burkartii, C. retusum* et *C. dunosum*.

Tétracytiques mésogènes (Fig. 6A,C-C$_5$). Ils se trouvent en proportion variable chez *C. sooanum, C. burkartii, C. retusum* et *C. dunosum*.

Cyclocytiques mésogènes (Fig. 6A-A$_6$). Une seule espèce, *C. dunosum*, présente ce type stomatique.

D'une façon générale, les types stomatiques signalés ci-dessus se trouvent mélangés en différentes proportions dans les épidermes foliaires des espèces analysées et ces proportions peuvent varier en fonction de l'âge de la feuille. Il n'est donc pas possible de caractériser une espèce par un type de stomate, à l'exception de *C. venturii* et *C. mandonii* qui présentent 100% des stomates adultes anomocytiques et de *C. dunosum*,

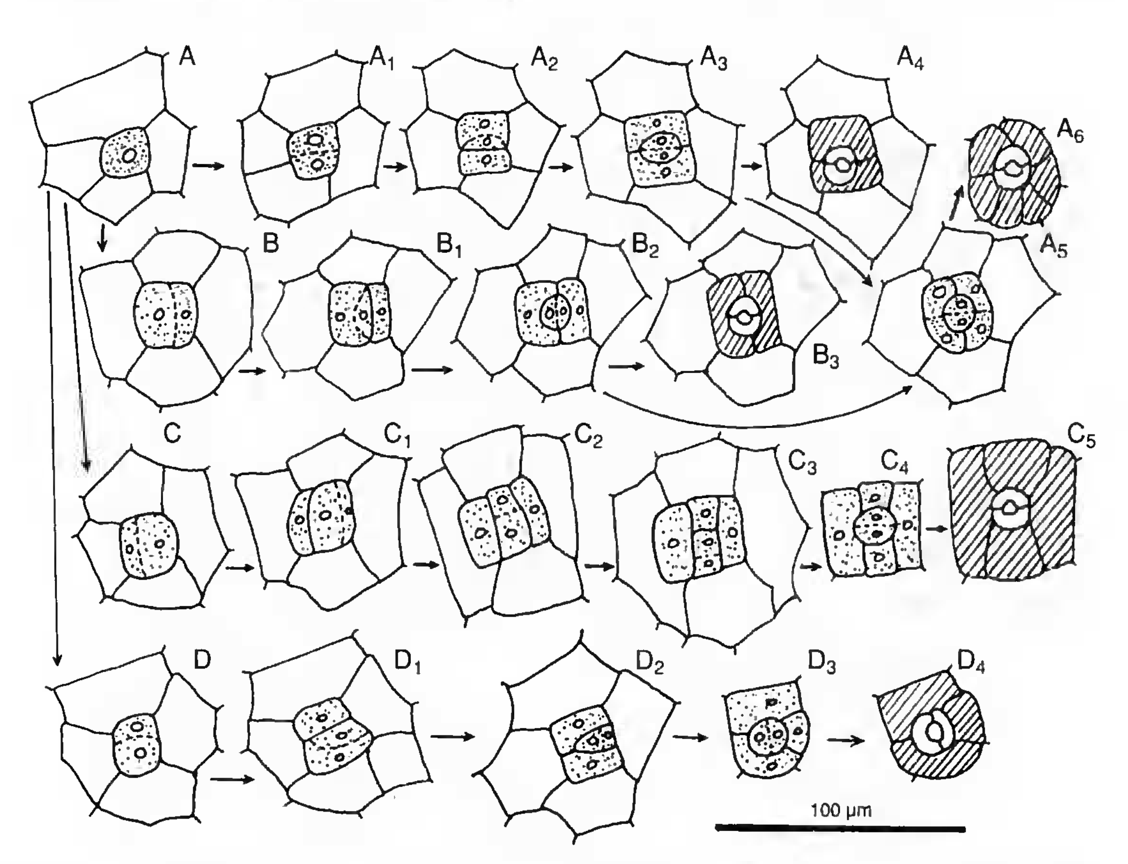


Fig. 6. — ***Chenopodium*** subg. ***Ambrosia***, stomatogénèses mésogènes : **A-A$_4$**, stomates bicytiques paracytiques ; **A-B$_3$**, stomates bicytiques diacytiques ; **A-A$_6$** et **A-B-B$_2$-A$_5$-A$_6$**, stomates cyclocytiques ; **A-C-C$_5$**, stomates tétracytiques ; **A-D-D$_4$**, stomates anisocytiques. (En pointillé, cellules méristémoïdes et très jeunes cellules issues des mitoses ; en hachuré, jeunes cellules ; en blanc, cellules épidermiques adultes).

l'unique espèce à avoir développé des stomates cyclocytiques d'origine mésogène.

La proportion des différents types stomatiques trouvée dans chaque espèce est exposée dans le Tableau 1. Les pourcentages ont été calculés sur une moyenne de 30 comptages effectués dans une surface de 0,025 mm^2, pour 3 feuilles (tiers inférieur, milieu, tiers supérieur) de chaque exemplaire ; (2)-5 spécimens de chaque espèce (selon disponibilité de matériel) ont été analysés.

Caractères des cellules de garde

Plusieurs auteurs (Solereder 1908 ; Stace 1966 ; Baranova 1972 ; Wilkinson 1979) ont signalé l'importance taxonomique de la morphologie des cellules de garde et de leurs rebords cuticulaires. Pour leur description, Stace (1965) et Wilkinson (1979) présentent une terminologie en anglais. Me basant sur le schéma de Wilkinson (1979), modifié de celui de Stace (1965), je propose une terminologie en langue française (Fig. 7).

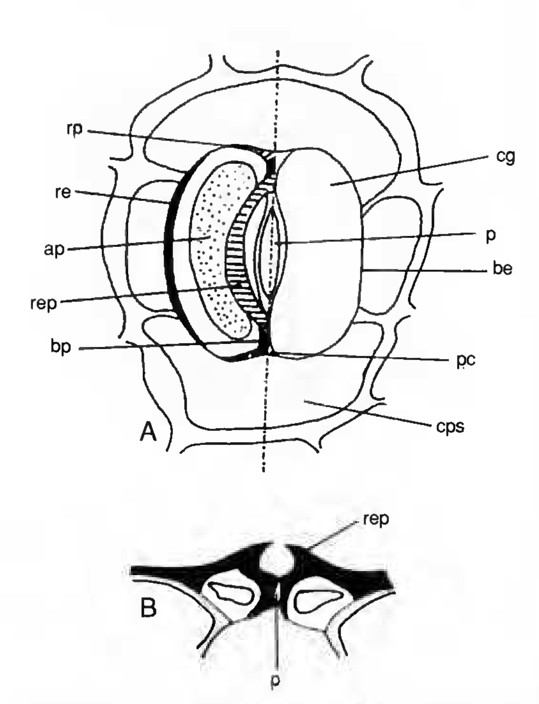


Fig. 7. — ***Chenopodium*** subg. ***Ambrosia***, caractères des cellules de garde ; schéma modifié de celui de Wilkinson (1979) basé sur Stace (1965). **A**, stomate en vue superficielle : à droite, caractères topographiques ; à gauche, cellule de garde présentant des caractères particuliers ; **B**, détail du rebord externe du pore en coupe transversale. (cg, cellule de garde ; p, pore (ostiole) ; be, bord épidermique de la cellule de garde ; pc, paroi de contact des cellules de garde ; cps, cellule péri-stomatique ; rp, rebord polaire ; bp, bâton polaire ; re, rebord épidermique ; rep, rebord externe du pore ; ap, aire pectinée).

Les cellules de garde des espèces analysées, en vue superficielle présentent des rebords cuticulaires autour du pore (rebord externe du pore), dans les parois de contact des cellules de garde (bâtons polaires), dans la paroi de la cellule de garde qui est en contact avec la cellule péri-stomatique (rebord épidermique) ainsi que dans les pôles (rebords polaires).

La nature chimique des parois des cellules de garde est cellulosique, néanmoins certaines aires des parois externes présentent des fortes concentrations de substances pectiques (aires pectinées).

1. Rebord externe du pore : il peut être mince ou épais et se présenter solitaire ou associé aux rebords polaires et/ou aux bâtons polaires.
2. Rebords épidermiques : la paroi de la cellule de garde en contact avec la cellule péri-stomatique (bord épidermique de la cellule de garde selon Stace 1965) peut être mince ou se présenter partiellement ou totalement épaissie constituant un rebord épidermique.
3. Bâtons polaires : les parois de contact des cellules de garde peuvent être minces ou épaisses. Dans le deuxième cas, les épaississements ressemblent à des bâtons droits qui peuvent être solitaires ou associés au rebord externe du pore et/ou aux rebords polaires.
4. Rebords polaires : il peuvent être en forme de T, de V, de triangles ou de globules, ces derniers se présentant solitaires ou en paires.
5. Aires pectinées : Les parois externes des cellules de garde réagissent de façon différentielle aux tests microchimiques. Certaines apparaissent tout à fait incolores et d'autres avec des aires colorées bien déterminées.

Le test du rouge de ruthénium est fortement positif dans les aires décrites ce qui indique une concentration de substances pectiques. Le test « par absence » (Johansen 1940) et celui du bleu de Toluidine ont confirmé leur nature pectique. Vening (1954) suggère que l'accumulation de substances pectiques dans certaines cellules se produirait juste avant leur lignification. Ceci ne parait pas être le cas pour les cellules de garde des

espèces ici analysées car le test du bleu de toluidine indique l'absence totale de polyphénols ou d'autres précurseurs chimiques de la lignine.

À ma connaissance, ce caractère n'a jamais été observé dans la famille des Chenopodiaceae ni dans aucune autre famille des Phanérogames.

Dans le subg. *Ambrosia* les aires pectinées peuvent être réniformes ou bien réduites, en forme de « H ». Leur présence ou absence ainsi que leur forme est un caractère constant pour chaque espèce donc ayant une valeur taxonomique. Elles sont absentes chez *C. dunosum* ; chez *C. pumilio*, *C. chilense* et *C. burkartii* certains stomates possèdent des cellules de garde sans aires colorées et d'autres avec des aires réniformes ; chez *C. sooanum* elles sont réduites en forme de « H » ; elles sont réniformes chez *C. ambrosioides*, *C. andicola*, *C. oblanceolatum*, *C. retusum*, *C. venturii*, *C. multifidum*, *C. microcarpum*, *C. carinatum* et *C. mandonii*.

Les caractères des cellules de garde décrits, leur présence ou absence, ainsi que leur forme, sont constants pour chaque espèce donc ont une valeur taxonomique. Ils ont permis de grouper les stomates des espèces analysées en 8 types morphologiques :

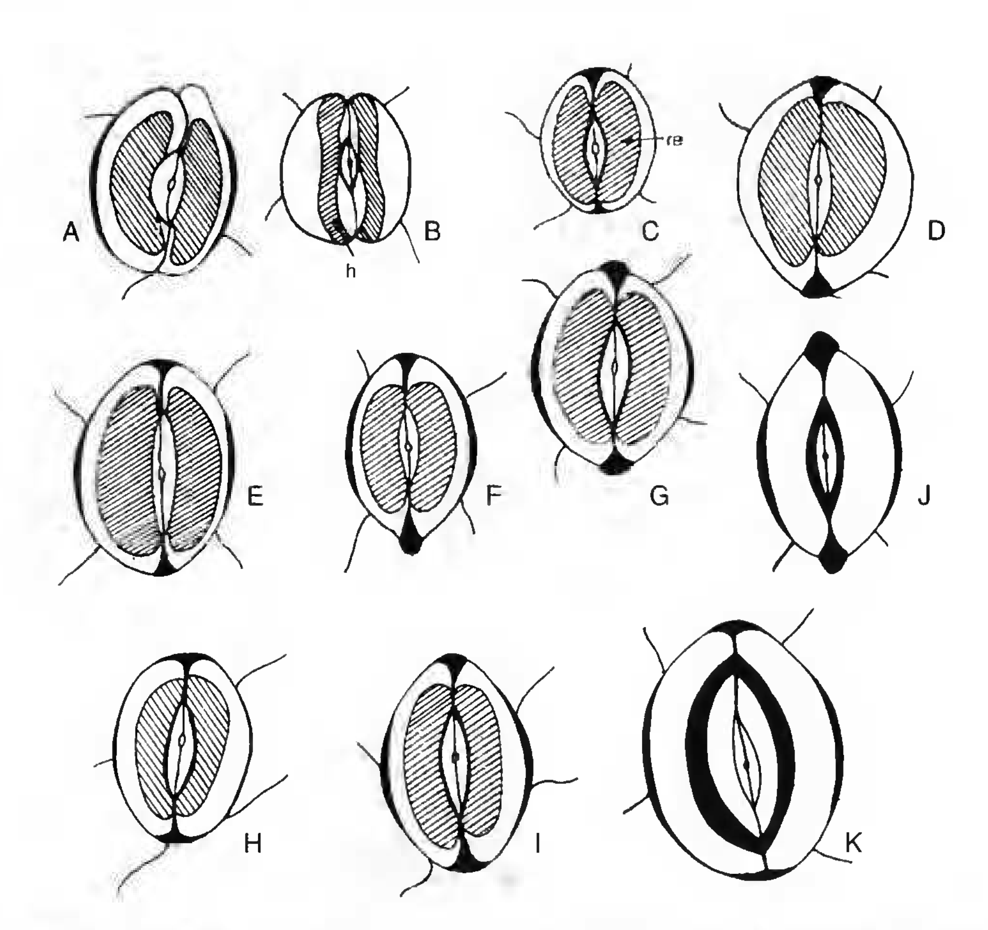


Fig. 8. — ***Chenopodium*** subg. ***Ambrosia***, types morphologiques de cellules de garde : **A**, type 1 chez *C. ambrosioides* (*Simón 6*, LP) ; **B**, type 2 chez *C. sooanum* (*Ugent 4746*, GPAE) ; **C**, type 5 chez *C. carinatum* (*Krapovickas 35738*, CTES) ; **D**, type 3 chez *C. retusum* (*Krapovickas et al. 37705*, CTES) ; **E**, type 4 chez *C. venturii* (*Novara 6462*, MCNS) ; **F**, type 4 chez *C. microcarpum* (*D'Urville s.n.*, P) ; **G**, type 6 chez *C. multifidum* (*Novara 4741*, MCNS) ; **H**, type 6 chez *C. haumanii* (*Krapovickas 22787*, CTES) ; **I**, type 6 chez *C. mandonii* (*Zardini 290*, LP) ; **J**, type 7 chez *C. pumilio* (*Hunziker 16520*, CORD) ; **K**, type 8 chez *C. burkartii* (*Schinini 16158*, CTES). h, aire pectinée en forme de « h » ; re, aire pectinée réniforme.

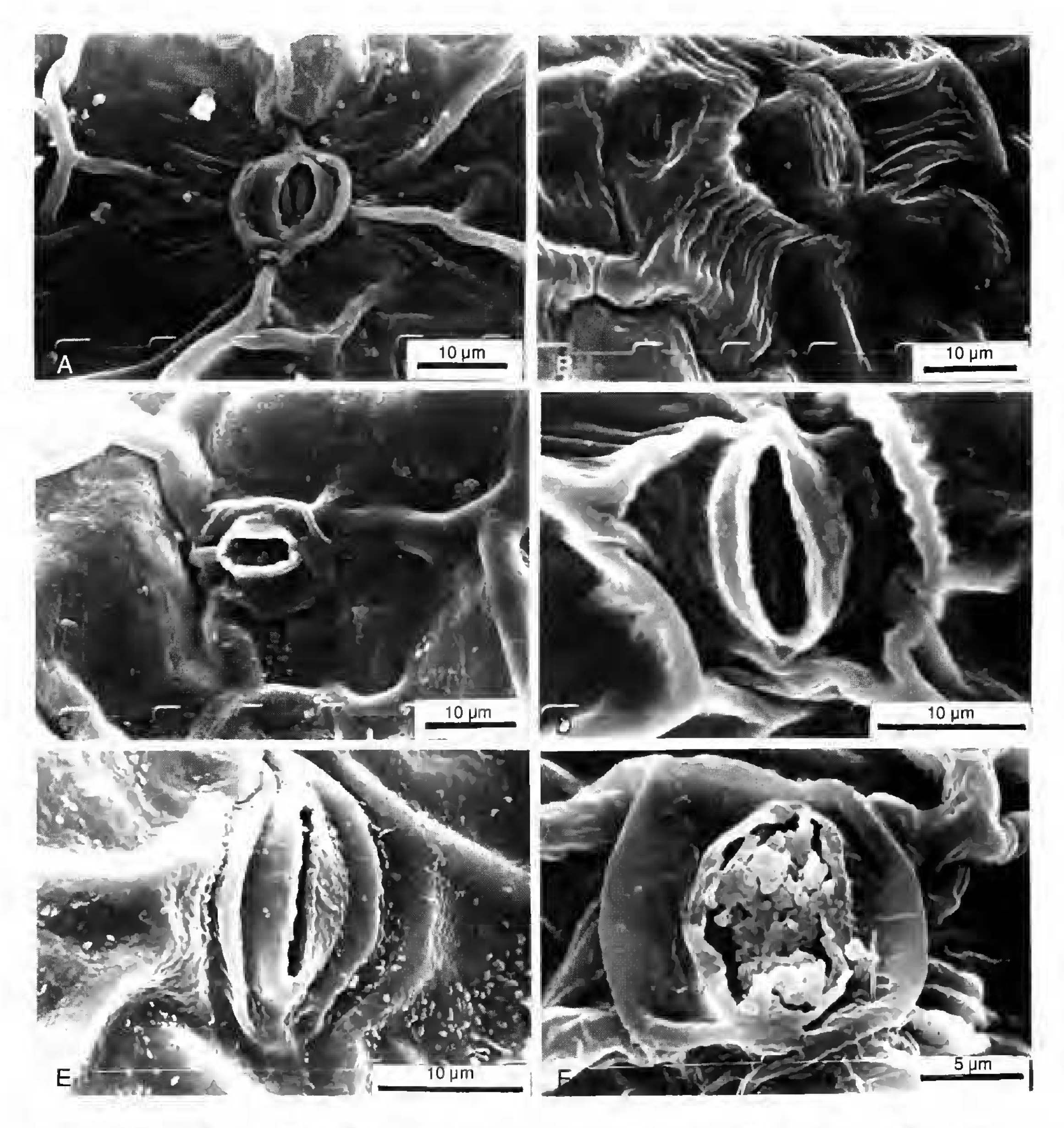


Fig. 9. — ***Chenopodium*** subg. ***Ambrosia***, caractères stomatiques et cuticulaires au MeB. **A**, *C. chilense* (*Zollner 1257*, GPAE), stomate staurocytique, cellules de garde avec rebord externe du pore et rebord épidermique, cellules peri stomatiques avec des plis qui convergent vers le stomate, granules de cire épicuticulaire ; **B**, *C. sooanum* (*Fabris et al. 2417*, LP), cuticule pliée, plis très profonds convergeant vers le stomate ; **C**, *C. oblanceolatum* (*Spegazzini s.n.*, LP) ; stomate anisocytique, cellules de garde avec rebord externe du pore, bâtons et rebords polaires, face interne des cellules de garde verruqueuse ; cuticule ridé et verruqueuse ; **D**, *C. venturii* (*Descole 1446*, LIL), cellules de garde avec rebord externe du pore, rebord épidermique et globules polaires ; **E**, *C. dunosum* (*Cabrera 3977*, LP), cellules de garde avec rebord externe du pore et rebord épidermique très épais, rebords polaires ; cuticule verruqueuse ; cire épicuticulaire en granules et en globules ; **F**, *C. mandonii* (*Ugent et al. 4571*, GPAE), stomate obturé avec des granules de cire épicuticulaire.

Type 1 (Fig. 8A) : Rebord externe du pore mince, rebord épidermique présent, bâtons polaires absents, rebords polaires absents, aire pectinée réniforme (*C. ambrosioides*).

Type 2 (Fig. 8B, 9B) : Rebord externe du pore épais, rebord épidermique absent, bâtons polaires absents, rebords polaires en forme de V, aire pectinée en forme de H (*C. sooanum*).

Type 3 (Fig. 8D) : Rebord externe du pore mince ; rebord épidermique absent ; bâtons polaires absents ; rebords polaires triangulaires ; aire pectinée réniforme (*C. retusum*).

Type 4 (Fig. 8E-F, 9D) : Rebord externe du pore mince, associé aux rebords polaires ; rebord épidermique présent ; bâtons polaires présents ; rebords polaires en forme de T ou l'un en forme de T et l'autre un globule ou deux globules ; aire pectinée réniforme (*C. venturii*, *C. microcarpum*).

Type 5 (Fig. 8C, 9C, 11D) : Rebord externe du pore épais, associé aux bâtons polaires et aux rebords polaires ; rebord épidermique absent ; bâtons polaires présents ; rebords polaires en forme de T vers presque triangulaire, des fois avec des globules ; aire pectinée réniforme (*C. burkartii*, *C. chilense*, *C. andicola*, *C. oblanceolatum*, *C. carinatum*).

Type 6 (Fig. 8G-I) : Rebord externe du pore épais, associé aux bâtons et rebords polaires ; rebord épidermique présent ; bâtons polaires présents ; rebords polaires en forme de T ou avec de globules polaires paires et symétriques ; aire pectinée réniforme (*C. baumanii*, *C. mandonii*, *C. multifidum*, *C. pumilio*).

Type 7 (Fig. 8J, 9E) : Rebord externe du pore épais ou très épais ; rebord épidermique présent ; bâtons polaires présents ; rebords polaires en forme de T ou avec de globules polaires paires et symétriques ; aire pectinée absente (*C. dunosum*, *C. pumilio*).

Type 8 (Fig. 8K, 9A) : Rebord externe du pore très épais ; rebord épidermique présent ; bâtons polaires présents ; rebords polaires en forme de T ; aire pectinée absente (*C. chilense*, *C. burkartii*).

STOMATES OBTURÉS

Certains stomates apparaissent partiellement ou totalement obturés. Les tests microchimiques effectués — bleu de toluidine, bleu de méthylène, chlorure de zinc ioduré, test pour déterminer la présence de substances pectiques par absence, Soudan IV, bleu d'indophénol — révèlent que les substances qui se déposent sur les pores stomatiques sont des mucilages et des cires. Les mucilages apparaissent sur les stomates de toutes les espèces étudiées en proportion variable et leur dépôt n'altère pas la fonctionnalité du stomate. Les cires se trouvent en forme de granules, de globules ou bien de plaques (des coulées) de forme irrégulière qui recouvrent des surfaces assez larges (Fig. 11C). Quand la quantité de cire est importante, le pore stomatique est totalement obturé et le stomate n'est plus fonctionnel. Des dépôts de cire sur les stomates se présentent dans toutes les espèces analysées particulièrement chez *C. mandonii* où des granules de cire obturent totalement certains stomates (Fig. 9F), principalement sur la surface abaxiale.

WILKINSON (1979) signale des pores stomatiques obturés pour les conifères ainsi que pour des familles de Dicotylédones tels que les Winteraceae, les Cactaceae et les Anacardiaceae. À ma connaissance, c'est la première fois qu'ils sont signalés chez les Chenopodiaceae.

Valeur adaptative. — Le contrôle de l'évaporation au niveau des stomates s'effectue soit par leur position enfoncée soit par des rebords épais qui protègent le pore. Les mucilages déposés sur les pores stomatiques pourraient aussi contribuer à la réduction de l'évaporation. Les dépôts de cire auraient la même fonction d'autant plus qu'ils sont particulièrement importants chez les espèces où la couverture pileuse est faible (*C. mandonii*). Une autre fonction pourrait aussi être envisagée chez cette espèce de haute montagne qui présente des stomates totalement obturés. Il se peut que la perte de fonctionnalité de ces stomates réduise aussi la ventilation, ainsi le réchauffement conséquent permettrait d'augmenter le rythme photosynthétique et une meilleure résistance aux basses températures nocturnes. Ceci a été postulé par BÖCHER (1979) pour des espèces épistomatiques des Andes présentant une dorsiventralité inverse partielle, c'est-à-dire, où seulement le tissu épidermique est impliqué. Des stomates totalement obturés, plus nombreux dans la surface abaxiale, constitueraient une dorsiventralité inverse par-

TABLEAU 1. — Caractères des stomates et des cellules épidermiques.

HAB	ESPÈCE	TYPES STOMATIQUES									TYPE cg	TYPE épid.
			MÉSO-PÉRIGÈNES				MÉSOGÈNES					
		% anomo	% aniso	% tétra	% staur	% cyclo	% aniso	% tétra	% bicyt	% cyclo		
hms	man	100									4	1
	ven	100									6	1
	chi	34,25	2,95	44,1	12,75	5,95					5-8	2
	and	17,5	16,2	28,05	26,95	11,3					5	2
	mic	22,7	25,9	35,3	5,25	10,85					4	2
hmf	obl	12,35	13,5	30,55	30,8	12,8					5	3
	soo				3,25	24,5		72,25			2	3
pl	bur			16,03	18,13	4,05	21,6	40,2			5-8	3
	ret				15,25	45	3,5	36,25			3	3
	dun			7,75	23,2	5,05	2,75	29,75		31,5	7	4
	hau	17,5	22,3	50,4	7,9				1,9		6	1
cos	mul	15,85	11,6	49,1	14,85	7,2			1,4		6	2
	amb	14,5	17,45	20,35	44,35	0,65			2,7		1	2
adv	pum	44,05	9,05	37,05	4,15	1,9			3,8		6-7	2
	car	34,1	10,25	35,05	2,9	14,8			2,9		5	2

HAB, habitat ; hms, haute montagne stricte ; hmf, haute montagne facultative ; pl, planitiaire ; cos, cosmopolite ; adv, adventice.
Les espèces sont indiqués avec les trois premières lettres de leur épithète spécifique. Les noms des types stomatiques sont abrégés aux cinq premières lettres ; type cg, type de cellules de garde ; type épid., type d'épiderme.

tielle fonctionnelle, même si anatomiquement la feuille est amphistomatique.

La concentration de substances pectiques dans les parois externes des cellules de garde pourrait être un caractère adaptatif dans la mesure où ces substances, grâce à leurs propriétés hydrophiles, peuvent aider à la rétention de l'humidité et peut être d'une façon quelconque contrôler le processus d'ouverture et de fermeture du stomate. Elles pourraient aussi éviter le surchauffement au niveau des cellules de garde.

Dans les stomates saillants du type b, une large chambre sous-stomatique reste délimitée par les cellules péri-stomatiques surélevées ce qui permettrait une accumulation importante de gaz carbonique dont la plante pourrait se servir dans les périodes de fermeture stomatique.

CELLULES ÉPIDERMIQUES BANALES

En vue superficielle. — Selon la morphologie des cellules banales il est possible de reconnaître 5 types d'épidermes adultes dans les espèces étudiées : des épidermes à parois cellulaires rectilignes (Fig. 10E,I,M,Q,T) ; des épidermes à parois cellulaires très peu ondulées ou sub-rectilignes (Fig. 10L,P) ; des épidermes à parois cellulaires ondulées (Fig. 10A) ; des épidermes à parois cellulaires échancrées, avec des échancrures régulières et profondes en forme de U (Fig. 10D) ; des épidermes à parois cellulaires échancrées avec des échancrures irrégulières en forme de V et/ou en U (Fig. 10H).

Les épidermes adaxiaux et abaxiaux des feuilles de chaque espèce à l'état adulte, sont différents. Néanmoins, au niveau des nervures, on retrouve toujours des cellules banales allongées. La combinaison des épidermes présents sur les faces supérieures et inférieures m'a permis d'établir 4 groupes d'espèces où il est possible de constater une tendance évolutive vers des parois de plus en plus rectilignes :

1. Épiderme adaxial à parois cellulaires ondulées ; épiderme abaxial à parois cellulaires échancrées, avec des échancrures régulières et profondes en U (Fig. 10A-D). — *C. mandonii*, *C. venturii*, *C.*

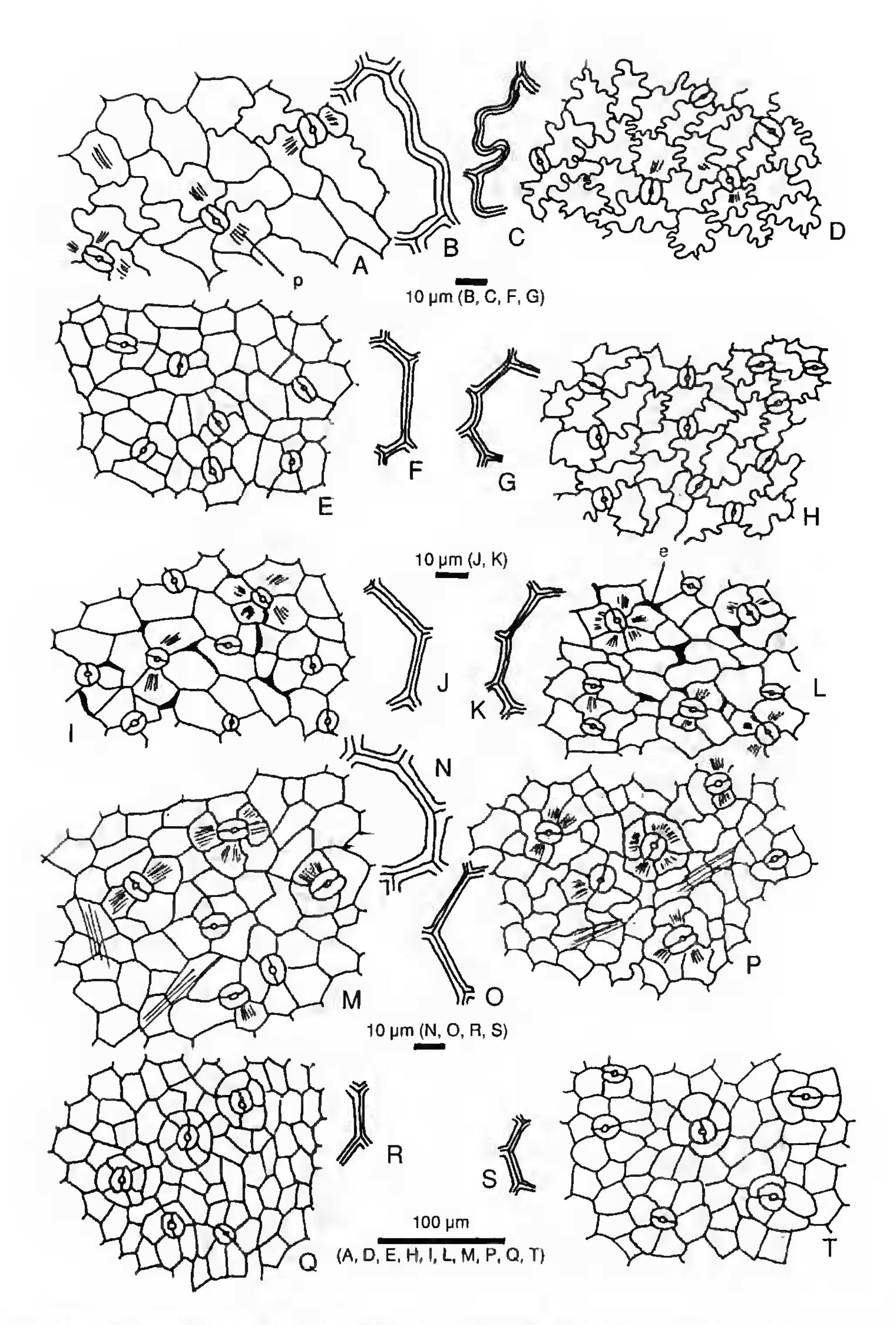


Fig. 10. — ***Chenopodium*** subg. ***Ambrosia***, cellules épidermiques banales : **A-D**, épiderme du type 1 chez *C. venturii* (*Cabrera et al. 21445*, LP) ; **E-H**, épiderme du type 2 chez *C. chilense* (*Rúgolo et al. 257*, CTES) ; **I-L**, épiderme du type 3 chez *C. burkartii* (*Schinini et al. 17115*, CTES) ; **M-P**, épiderme du type 3 chez *C. sooanum* (*Volponi et al. 119*, LP) **Q-T**, épiderme du type 4 chez *C. dunosum* (*Cabrera 3977*, LP). À gauche, face abaxiale ; à droite, face adaxiale ; p, plis ; e, épaississements des parois anticlinales.

baumanii.
2. Épiderme adaxial à parois cellulaires rectilignes ou très peu ondulées (sub-rectilignes) ; épiderme abaxial à parois cellulaires échancrées, avec des échancrures irrégulières en V et/ou en U (Fig. 10E-H) — *C. chilense, C. andicola, C. microcarpum, C. multifidum, C. ambrosioides, C. pumilio, C. carinatum.*

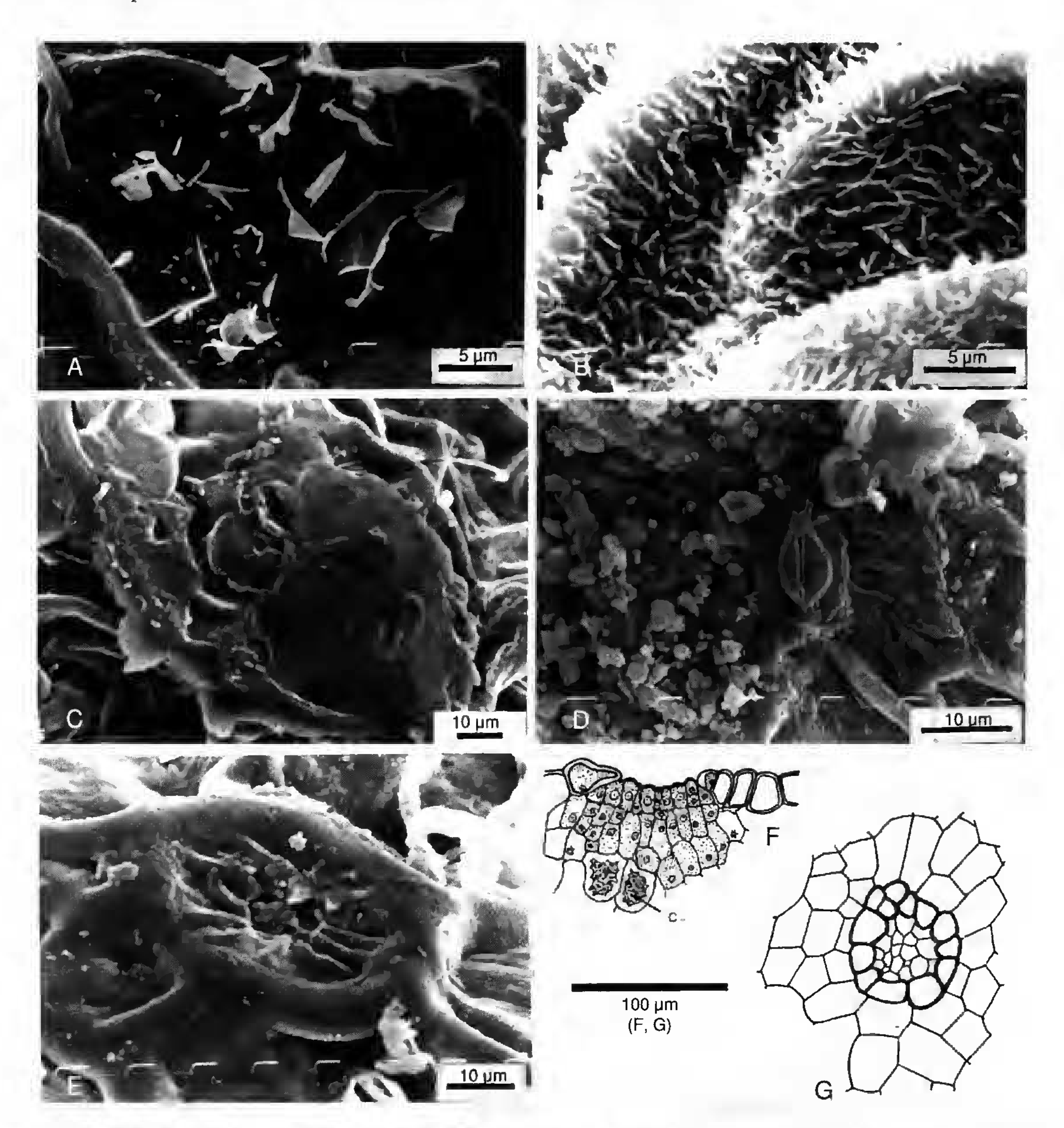


Fig. 11. — ***Chenopodium*** subg. ***Ambrosia***, cire épicuticulaire et surfaces glandulaires mucilagènes : A-D : cire épicuticulaire au MeB ; **A**, en filaments et en écailles grandes et éparpillées chez *C. burkartii* (*Hunziker 8393*, GPAE) ; **B**, en petites écailles chez *C. microcarpum* (*D'Urville s.n.*, P) ; **C**, en plaques chez *C. venturi* (*Descole 1446*, LIL) ; **D**, en granules chez *C. chilense* (*Zollner 1257*, GPAE). — E-G : Surfaces glandulaires mucilagènes ; **E**, au MeB chez *C. sooanum* (*Cabrera 9034*, LP) ; **F**, coupe transversale chez *C. chilense* (*Simón 25*, LP) ; **G**, vue superficielle chez *C. oblanceolatum* (*Simón 18*, LP). En noir, parois lignifiées ; en pointillé dans la coupe transversale, cellules impliquées dans le processus de formation de la structure glandulaire ; c, cristaux d'oxalate de calcium.

3. Épiderme adaxial à parois cellulaires rectilignes ; épiderme abaxial à parois cellulaires sub-rectilignes (Fig. 10I-P) — *C. sooanum, C. oblanceolatum, C. burkartii, C. retusum.*
4. Épiderme adaxial et épiderme abaxial à parois cellulaires rectilignes (Fig. 10Q-T) — *C. dunosum.*

D'une façon générale, l'épaisseur des parois anticlinales, plus importante dans l'épiderme adaxial que dans l'épiderme abaxial, est uniforme. Cependant, chez *C. burkartii* les parois anticlinales présentent des secteurs plus épais localisés aléatoirement, aussi bien dans l'épiderme adaxial que dans l'épiderme abaxial, et principalement dans les angles de contact de deux ou trois cellules (Fig. 10I,L). Ces épaississements différentiels réagissent positivement au rouge de ruthénium, ce qui indiquerait une concentration de substances pectiques. MARTINEZ (1995) les a observé en coupe transversale chez *Azorella ameghinoi* Speg. (Apiaceae). Les propriétés hydrophiles des substances pectiques permet de penser qu'elles seraient impliquées dans les mécanismes d'hydratation de la paroi cellulaire. Plusieurs auteurs (CARLQUIST 1956 ; CARR & CARR 1975 ; DAVIES & LEWIS 1981 ; POTGIETER & VAN WYK 1992 ; MACHADO & SAJO 1996) ont observé des protubérances pectiques dans les parois cellulaires d'espèces de différentes familles de Phanérogames. Une étude de l'ultra structure cellulaire des épidermes de *C. burkartii* permettrait de savoir s'il s'agit du même caractère.

En sections transversales. — L'épiderme, unistratifié et constitué par des cellules polygonales, peut être plan (*C. ambrosioides, C. burkartii, C. venturii*), mamelonné (*C. dunosum, C. mandonii, C. andicola, C. sooanum, C. chilense, C. oblanceolatum*) ou papilleux (*C. pumilio, C. carinatum, C. microcarpum, C. multifidum, C. haumanii, C. retusum*).

Valeur adaptative. — D'après STEBBINS (1976) les épidermes papilleux réfléchissent la radiation solaire en évitant le surchauffement foliaire.

CUTICULE

Le modèle cuticulaire présenté chez les espèces analysées s'accorde au schéma proposé par MARTIN & JUNIPER (1970). La membrane cuticulaire est donc formée, de l'extérieur vers l'intérieur, par :
— une couche cuticularisée externe composée par de la cutine et de la cire cuticulaire, sur laquelle se dépose la cire épicuticulaire ;
— une ou plusieurs couches cutinisées, constituées par de la cutine et de la cire cuticulaire incrustées dans un squelette de cellulose ;
— une couche pectique interne composée par des substances pectiques, en contact avec la paroi cellulaire (celle-ci constituée exclusivement par de la cellulose).

La cuticule se présente toujours ornée avec des ridules (Fig. 9C), des plis, des papilles, des spicules et des verrues (Fig. 9C,E). Les plis sont souvent orientés radialement autour des stomates (Fig. 9A-B) et des bases des poils ; dans les marges et sur les veines ils se disposent longitudinalement par rapport à l'axe majeur de la feuille. Ils sont particulièrement profonds et nombreux chez *C. sooanum* et *C. retusum.*

L'épaisseur cuticulaire, plus importante dans la face supérieure de la feuille, varie selon les espèces (Tableau 2). La plupart d'entre elles présentent une cuticule épaisse (4-7 µm) au moins d'un côté foliaire (épiderme adaxial). Elle est mince (< 4 µm) chez *C. carinatum, C. pumilio* et *C. dunosum.* Les valeurs exposées dans le Tableau 2 représentent la moyenne de 30 mesures effectuées par spécimen ; (2)-5 spécimens de chaque espèce (selon disponibilité de matériel) ont été analysés.

Valeur adaptative. — Une cuticule épaisse et pliée est un mécanisme effectif pour réduire la transpiration (HABERLANDT 1965). Les plis contribueraient aussi à la réflexion de la radiation ultraviolette (BÖCHER 1979). Le fait qu'ils soient souvent orientés radialement autour de la base des poils et des stomates (Fig. 9A-B) suggère qu'ils doivent jouer aussi un rôle important dans la rétention et la conduction de l'eau sur la surface foliaire. Selon PYYKKÖ (1966), un ensemble cuticule-paroi cellulaire d'épaisseur importante protégerait contre les effets mécaniques du vent ; pour HABERLANDT (1965) il pourrait agir en tant que tissu de soutien en réduisant le risque de collapsus en cas de stress hydrique.

TABLEAU 2. — Caractères cuticulaires.

S	SST	ESPÈCES	HAB	E/H	PAR. CELL. C. PECTIQ. (µm)	COUCHES CUTINISÉES (µm)	COUCHE CUTICUL. (µm)	TOTAL (µm)	CIRE ÉPICUTICULAIRE	ORNEMENTATIONS CUTICULAIRES
Bot.	*Bo.*	man	hms	E	2,0	2,5	0,9	5,4	granules	plis, papilles, spicules, verrues
				H	1,2	1,5	0,6	3,3		
ADENOIS	*Adenois*	ven	hms	E	2,4	1,6	0,8	4,8	plaques, granules	plis, papilles, spicules, verrues, ridules
				H	1,5	1,3	0,7	3,5		
		and	hms	E	2,2	2,8	1,2	6,2	plaques, granules	plis, papilles, spicules, verrues, ridules
				H	1,7	2,3	1,1	5,1		
		chi	hms	E	1,5	2,5	0,8	4,8	plaques, granules	plis, papilles, spicules, verrues, ridules
				H	1,4	2,3	0,6	4,3		
		obl	hmf	E	1,8	2,4	0,8	5,0	plaques, granules	plis, papilles, spicules, verrues, ridules
				H	1,3	2,6	0,6	4,5		
		soo	hmf	E	2,5	3,2	1,4	7,1	écailles grandes et éparpillées, globules	plis, papilles, spicules, verrues, ridules
				H	2,2	2,4	0,9	5,5		
		bur	pl	E	1,4	2,4	0,8	4,6	filaments et écailles grandes et éparpillées	plis, papilles, spicules, verrues
				H	1,2	2,1	0,8	4,1		
		dun	pl	E	0,7	0,9	0,6	2,2	plaques, granules, globules	plis, papilles, spicules, verrues, ridules
				H	0,4	0,6	0,5	1,5		
		ret	pl	E	1,2	2,0	0,8	4,0	écailles grandes et éparpillées	plis, papilles, spicules, verrues, ridules
				H	1,2	1,9	0,8	3,9		
		amb	cos	E	0,6	0,85	0,6	2,05	granules et filaments	plis, papilles, spicules, verrues
				H	0,35	0,5	0,3	1,15		
	Roubieva	mul	cos	E	1,5	2,0	0,75	4,25	granules	plis, papilles, spicules, verrues
				H	0,75	0,85	0,5	2,1		
		hau	pl	E	1,2	3,2	0,8	5,2	granules et filaments	plis, papilles, spicules, verrues
				H	1,1	2,3	0,7	4,1		
		mic	hms	E	1,5	2,5	0,8	4,8	plaques et petites écailles	plis, papilles, spicules, verrues, ridules
				H	1,6	2,0	0,4	4,0		

ORT		pum	adv	E	0,8	1,0	0,6	2,4	granules	plis, papilles, spicules, verrues, ridules
				H	0,6	1,0	0,4	2,0		
		car	adv	E	0,6	1,0	0,4	2,0	granules	plis, papilles, spicules, verrues
				H	0,3	0,4	0,3	1,0		

S, Section ; Sst, Sous-section ; Hab, habitat ; E, face adaxiale ; H, face abaxiale ; Par. cell. c. pectiq., parois cellulaire + couche pectique ; couche cuticul, couche cuticularisée ; hms, haute montagne stricte ; hmf, haute montagne facultative ; pl, planitiaire ; cos, cosmopolite ; adv, adventice. Les espèces sont indiqués avec les trois premières lettres de leur épithète spécifique. *Bot.*, Sect. *Botryoides* ; *Bo.*, sous-section *Botrys* ; *ORT*, Sect. *Orthosporum*.

Cire épicuticulaire

Toutes les espèces étudiées présentent de la cire épicuticulaire déposée selon différents modèles (Amelunxen et al. 1967) : des granules (Fig. 9C, E ; 11D), des globules (Fig. 9E), des filaments (Fig. 11A), des plaques (Fig. 11C), des écailles grandes et éparpillées (Fig. 11A) ou petites et ordonnées suivant un dessin constant (Fig. 11B). — Tableau 2.

Valeur adaptative. — La cire épicuticulaire reflète la lumière solaire, ainsi le risque de surchauffement foliaire et la transpiration sont réduits.

Surfaces glandulaires mucilagènes

Dans une note récente (Simón 1997) j'ai décrit les surfaces glandulaires mucilagènes (Fig. 11E-G) que j'ai trouvées dans les espèces sud-américaines du genre *Chenopodium*. À ma connaissance, elles n'avaient pas été signalées pour aucune autre famille de Phanérogames.

Ces structures de petite taille (< 100 µm) se situent sur les deux faces foliaires, hors nervation et se présentent comme des dépressions plus ou moins circulaires. Leur aire centrale enfoncée correspond à une surface glandulaire constituée par des cellules sous-épidermiques (Fig. 11F). Elle est entourée par un nombre variable de cellules épidermiques lignifiées qui constituent leur rebord (Fig. 11E,G). Les cellules sous-épidermiques centrales sécrètent des mucilages de façon très active. Ceux-ci se déversent sur l'épiderme entourant la surface sécrétrice et se distribuent sur les stomates et les poils ; ils restent aussi accumulés en grande quantité sur la surface elle même. Au fur et à mesure que la surface glandulaire évolue, se produit la lignification des parois externes des cellules sécrétrices. À ce stade la sécrétion s'arrête mais la dépression subsiste.

Les surfaces sécrétrices mucilagènes se trouvent dans toutes les espèces analysées, elles sont particulièrement nombreuses dans les espèces cryophytes (*C. chilense*, *C. oblanceolatum*, *C. microcarpum*). Dans les feuilles jeunes ainsi que dans les adultes leur développement est asynchrone, c'est-à-dire que dans la même feuille peuvent coexister des glandes à différents stades de maturité. J'en déduis ainsi que la sécrétion de mucilages est un phénomène nécessaire que la feuille maintient toute sa vie.

Valeur adaptative. — Grâce à leurs propriétés physico-chimiques, les mucilages sont capables de retenir des quantités élevées d'eau. Ils permettraient de réduire considérablement l'évaporation et renforceraient l'action de maintien de l'humidité épidermique inhérente à la pilosité car tous les types de poils sont imprégnés de cette substance. Ceci permettrait à ces végétaux de résister à la sécheresse, qu'elle soit physique, causée par la pénurie d'eau, ou physiologique, entraînée par diverses causes qui rendent difficile l'absorption de l'eau (froid, salinité).

Mésophylle

La plupart des espèces présente un mésophylle à structure dorsiventrale typique constitué par du parenchyme palissadique à 1-3 couches cellulaires et du parenchyme lacuneux compact à 2-3 couches cellulaires, séparés l'un de l'autre par du

parenchyme translocateur moins compact à 2-3 couches cellulaires. Chez *C. retusum*, *C. sooanum*, *C. oblanceolatum*, *C. microcarpum* et *C. andicola*, le mésophylle est de type isolatéral. Il est constitué par 3-4 couches de parenchyme palissadique compact orienté vers la face dorsale de la feuille et 3-4 couches de parenchyme palissadique moins compact orienté vers la face ventrale ; les deux aires photosynthétiquement actives et avec de nombreux chloroplastes. Elles sont séparées par 2-3 couches de parenchyme translocateur, lacuneux et sans chloroplastes.

Quelle que soit la structure du mésophylle, les couches centrales du parenchyme translocateur présentent de grands idioblastes contenant des microcristaux d'oxalate et de silicate de calcium. Dans les feuilles qui vieillissent, cette accumulation de cristaux se produit aussi dans le parenchyme sous-épidermique de la face ventrale de la feuille.

ÉVOLUTION DES CARACTÈRES ADAPTATIFS

Parmi les caractères morphologiques analysés, les stomates montrent des stades évolutifs nets au niveau de l'espèce.

D'après GUYOT (1966) le type stomatique est un des caractères qui peut être utilisé efficacement lorsqu'on cherche à définir les relations phylogéniques entre des végétaux. Cet auteur a établi une corrélation entre les types stomatiques des Umbelliferae et les séries évolutives proposées par CERCEAU-LARRIVAL (1962) à partir de caractères polliniques de la même famille. Il conclut que l'évolution de l'appareil stomatique se ferait à partir du type anomocytique périgène vers les types anomocytique et anisocytique méso-périgènes et, à partir de ce dernier type, vers les types bycitiques mésogènes et vers le type anisocytique mésogène, ce dernier aboutissant au type tétracytique.

D'après GORENFLOT (1971) ce schéma est susceptible d'être appliqué à d'autres familles, tout en tenant compte que des genres parvenus à des degrés évolutifs supérieurs peuvent présenter des types stomatiques plus évolués. « Chacun de ses degrés ne serait pas tant caractérisé par le type stomatique le plus abondant, que par l'existence de types plus évolués, même s'ils sont représentés par un nombre assez faible de stomates ».

Si d'un point de vu phylogénique, le type stomatique le plus intéressant à considérer chez un taxon donné n'est pas forcément le type majoritaire mais le plus évolué, quelle que soit sa fréquence (GORENFLOT 1971), il en résulte qu'un traitement statistique n'apporterait aucune précision à cette étude, d'autant plus que les proportions des divers types de stomates varient en fonction de l'âge des feuilles (GUYOT 1966). En conséquence, les proportions des différents types stomatiques indiqués dans le Tableau 1 ont seulement une valeur indicatrice mais non évolutive.

Chenopodium venturii et *C. mandonii* ne présentent que le type anomocytique — apérigène et méso-périgène — réputé le plus primitif (CRONQUIST 1968 ; GUYOT 1966, 1972 ; BAAS 1974 ; DECAMPS 1976 ; SAADOUN & DECAMPS 1991). Ces espèces seraient primitives par rapport à celles qui ont développé d'autres types de stomates d'origine méso-périgène (*C. andicola*, *C. chilense*, *C. oblanceolatum*, *C. microcarpum*) et qui apparaissent, en proportion variable, mélangés aux anomocytiques. *Chenopodium ambrosioides*, *C. mulfidum*, *C. haumanii*, *C. pumilio* et *C. carinatum* présentent des stomates anomocytiques mélangés à d'autres types méso-périgènes et une infime proportion de stomates paracytiques et/ou diacytiques mésogènes. Les plus évoluées seraient celles qui possèdent des stomates d'origine mésogène, quelle que soit leur proportion, mélangés à divers types de stomates d'origine méso-périgène hors des anomocytiques (*C. sooanum*, *C. burkartii*, *C. retusum*, *C. dunosum*). Parmi elles, *C. dunosum* est la seule à avoir des stomates cyclocytiques, ce qui la signalerait comme l'espèce la plus évoluée.

Cette distribution de types stomatiques chez les différentes espèces s'associe en général avec un modèle d'épiderme déterminé, la corrélation étant moins évidente avec les autres caractères analysés. Cependant, tandis que les stomates permettent une séparation nette entre les différents groupes d'espèces, les épidermes se comportent comme un caractère transitionnel. Aussi, le type stomatique a été considéré le caractère primordial et le type d'épiderme le subordonné. Ainsi, 7

groupes d'espèces sont clairement déterminés, les plus primitives étant celles du groupe 1 et la plus évoluée celle du groupe 7, monospécifique :

1. Stomates anomocytiques-épidermes du type 1 : *C. venturii, C. mandonii* ;
2. Stomates méso-périgènes (anomocytiques et autres)-épidermes du type 2 : *C. andicola, C. chilense, C. microcarpum* ;
3. Stomates méso-périgènes (anomocytiques et autres)-épidermes du type 3 : *C. oblanceolatum* ;
4. Stomates méso-périgènes (anomocytiques et autres) et paracytiques/diacytiques mésogènes-épidermes du type 1 : *C. baumanii* ;
5. Stomates méso-périgènes (anomocytiques et autres) et paracytiques/diacytiques mésogènes-épidermes du type 2 : *C. multifidum, C. ambrosioides, C. carinatum, C. pumilio* ;
6. Stomates méso-périgènes (non anomocytiques) et mésogènes (non cyclocytiques)-épidermes du type 3 : *C. sooanum, C. burkartii, C. retusum* ;
7. Stomates méso-périgènes (non anomocytiques) et mésogènes (dont cyclocytiques)-épiderme type 4 : *C. dunosum.*

La position des stomates et la morphologie de ses cellules de garde, en particulier leurs rebords cuticulaires, analysées d'un point de vue écophysiologique, ont permis de définir des niveaux évolutifs parmi les espèces étudiées. Le xéromorphisme étant l'état dérivé chez le subg. *Ambrosia* (SIMÓN 1995), les caractères à forte valeur adaptative ont été considérés comme les plus évolués.

La corrélation en présence-absence de ces 4 caractères a permis de disposer les espèces de la lignée *Ambrosia* (sect. *Adenois* subsect. *Adenois* et *Roubieva*) à différents niveaux évolutifs. Ainsi j'ai essayé d'établir un schéma phylétique de la lignée (Fig. 12) qui vient compléter celui proposé antérieurement (SIMÓN 1995) pour le subg. *Ambrosia*.

L'espèce la plus primitive serait *C. venturii* qui présente de grandes feuilles, une couverture pileuse très faible, des stomates anomocytiques, au niveau de l'épiderme ou saillants du type a, des épidermes plans et du type 1. À partir de cette espèce, nous pouvons esquisser le développement de 2 lignées évolutives assez proches l'une de l'autre constituant 2 groupes affines.

— Le groupe 1 (*C. chilense, C. burkartii, C. dunosum*) semble avoir développé des stomates dont les cellules de garde ne possèdent pas d'aires pectinées. L'épaisseur cuticulaire qui diminue en fonction inverse par rapport à la complexité de rebords cuticulaires des occlusives semble indiquer qu'un contrôle efficace de l'évaporation se produit au niveau des stomates. L'espèce la plus évoluée serait *C. dunosum* qui présente des stomates cyclocytiques mésogènes, saillants du type b, des occlusives du type 7, des épidermes du type 4, une cuticule mince et une couverture pileuse dense.

— Le groupe 2 (*C. andicola, C. oblanceolatum, C. retusum, C. sooanum*) défini par le mésophylle à caractère isolatéral, semble privilégier comme stratégie adaptative une cuticule très épaisse avec de nombreux plis profonds, l'enfoncement des stomates dans les épiphylles et une couverture pileuse très dense.

Le groupe dérivé (subsect. *Roubieva*), défini par le port prostré, la réduction des feuilles et des inflorescences et la protection des ovules et des graines (SIMÓN 1995), semble se détacher du groupe 2 au niveau de *C. andicola. Chenopodium microcarpum* apparaît comme l'espèce la moins évoluée. La présence d'un mésophylle à structure dorsiventrale (caractère primitif) chez *C. baumanii* et *C. multifidum* peut correspondre à une réversion de caractère associé à la réduction du port de la plante qui entraîne la position horizontale des feuilles.

Les espèces les moins évoluées de chaque groupe sont des montagnardes strictes, tandis que les plus évoluées sont des montagnardes facultatives ou des planitiaires. Ceci semble indiquer que les lignées sont originaires des montagnes et qu'elles auraient gagné les plaines. Il est fort probable que les anciennes populations des plaines aient disparu pendant les transgressions marines du quaternaire. Les régions basses auraient été repeuplées par de nouvelles souches d'origine montagnarde. Les phénomènes successifs de transgressions et de régressions marines (AB'SABER 1977) ont probablement isolé des populations de *Chenopodium*, favorisant ainsi une spéciation par dérive génétique dans des terrains à caractéristiques écologiques marquées par des sols à tendance sableux et salés.

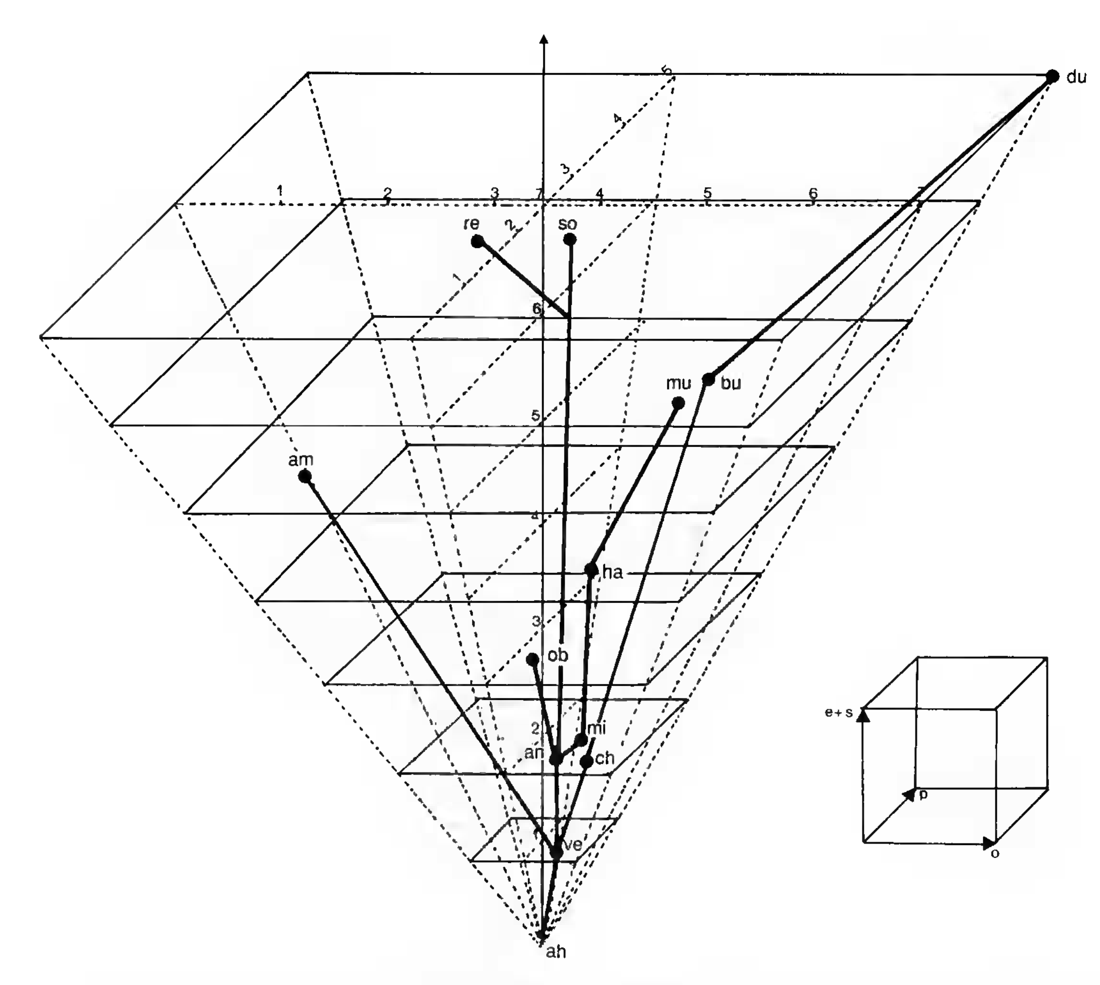


Fig. 12. — ***Chenopodium*** subg. ***Ambrosia***, schéma phylétique de *Chenopodium* sect. *Adenois* : e + s, type d'épiderme + type de stomates ; p, position des stomates ; o, type de cellules de garde ; ah, ancêtre hypothétique ; ve, *C. venturii* ; ch, *C. chilense* ; bu, *C. burkartii* ; du, *C. dunosum* ; an, *C. andicola* ; mi, *C. microcarpum* ; ha, *C. haumanii* ; mu, *C. multifidum* ; ob, *C. oblanceolatum* ; re, *C. retusum* ; so, *C. sooanum* ; am, *C. ambrosioides*.

Remerciements

Une grande partie de ce travail a été réalisée au Laboratoire d'Etudes d'Anatomie Végétale Évolutive et Systématique (L.E.A.V.E.S.) de l'Université de La Plata et au Laboratoire de Paléobotanique et Palynologie évolutives de l'Université Pierre et Marie Curie dont je remercie les membres qui m'ont aidée. Je tiens à remercier aussi le Dr. C. Rolleri pour ses conseils et le Dr. C. Sastre pour la lecture critique du manuscrit et ses nombreuses suggestions.

RÉFÉRENCES

Ab'Saber A.N. 1977. — Espaços ocupados pela expansão dos climas secos na América do Sul, por ocasião dos períodos glaciais quaternários. *Paleoclimas* 3 : 1-19.

Ameluxen F., Morgenroth K. & Picksak T. 1967. — Untersuchungen an der Epidermis mit dem Stereoscan-Electronenmikroskop. *Z. Pflanzenphysiol.* 57 : 79-95.

Azizia D. & Cutler D.F. 1982. — Anatomical, citological and phytochemical studies on *Phlomis* L. and *Eremostachys* Bunge (Labiatae). *Bot. J. Linn. Soc.* 85 : 249-281.

Baas P. 1974. — Stomatal types in the Icacinaceae. Additional observations on genera outside Malaysia. *Acta Bot. Neerl.* 23 : 193-200.

Baranova M.A. 1972. — Systematic anatomy of the leaf epidermis in the Magnoliaceae and some related families. *Taxon* 21 : 447-469.

BELIN-DEPOUX M. 1986. — *Les hydathodes et les nectaires foliaires de plantes tropicales. Aspects morphologiques, ontogéniques et ultra structuraux.* Thèse de Doctorat d'Etat, Université Paris VI.
BÖCHER T.W. 1979. — Xeromorphic leaf types. *Biol. Skr.* 22 : 1-71.
CARLQUIST S. 1956. — On the occurence of intercellular pectic strands in Compositae. *Amer. J. Bot.* 43 : 425-429.
CAROLIN R.C. 1983. — The trichomes of the Chenopodiaceae and Amaranthaceae. *Bot. Jahrb. Syst.* 103 : 451-466.
CARR S.G. & CARR D.J. 1975. — Intercellular pectic strands in parenchyma ; studies of plant cells walls by scanning electron microscopy. *Austral. J. Bot.* 23 : 95-105.
CERCEAU-LARRIVAL M.T. 1962. — Plantules et pollens d'Ombellifères. *Mém. Mus. Natl. Hist. Nat., B, Bot.* 14 : 1-166.
CRONQUIST A. 1968. — *The evolution and classification of flowering plants.* Houghton Mifflin, Boston.
DAVIES W.P. & LEWIS B.G. 1981. — Development of pectic projections on the surface of wound callus cells of *Daucus carota* L. *Ann. Bot.* (*London*) 47 : 409-413.
DECAMPS O. 1976. — *Ontogénèse des Renonculacées, essai d'utilisation de méthodes quantitatives.* Thèse Sc. Nat., Univ. Paul Sabatier, Toulouse.
DIZEO DE STRITTMATTER C. 1973. — Nueva técnica de diafanización. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 15 : 126-129.
EHLERINGER J., MOONEY H., GULMON S. & RUNDEL P. 1981. — Parallel evolution of leaf pubescence in *Encelia* in coastal deserts of North and South America. *Oecologia* 49 : 38-41.
FAHN A. 1979. — *Secretory tissues in plants.* Academic Press, London.
FAHN A. 1986. — Structural and functional properties of trichomes of xeromorphic leaves. *Ann. Bot.* (*London*) 57 : 631-637.
FAHN A. 1988. — Secretory tissues in vascular plants. *New Phytol.* 108 : 229-257.
FAHN A. & SHIMONY C. 1996. — Glandular trichomes of *Fagonia* L. (Zygophyllaceae) species : structure, development and secreted materials. *Ann. Bot.* (*London*) 77 : 25-34.
FOSTER A. — 1934. The use of tannic acid and iron chloride for staining cell walls in meristematic tissues. *Stain Technol.* 9 : 91-92.
FRYNS-CLAESSENS E. & VAN COTTHEM W. 1973. — A new classification of the ontogenetic types of stomata. *Bot. Rev.* (*London*) 39 : 71-138.
GATUSO S. & GATUSO M. 1987. — Ontogenia de pelos y estomas en *Chenopodium ambrosioides* L. (Chenopodiaceae). *Physis* (*Buenos Aires*) 45 : 85-92.
GORENFLOT R. 1971. — Intérêt taxonomique et phylogénique des caractères stomatiques (application à la tribu des Saxifragées). *Boissiera* 19 : 181-192.
GOTTSCHALL M. 1900. — Anatomisch systematische Untersuchung des Blattes der Melastomataceen aus der Tribus Miconieae. *Mém. Herb. Boissier* 19 : 1-177.
GURR E. 1965. — *The rational use of dyes in Biology.* Leonard Hill, London.
GUYOT M. 1966. — Les stomates des Ombellifères. *Bull. Soc. Bot. France* 113 : 244-273.
GUYOT M. 1972. — Types stomatiques et biogéographie du genre *Eryngium. Compt. Rend. Séances Soc. Biogéogr.* 422-424 : 113-126.
HABERLANDT G. 1965. — *Physiological plant anatomy.* Today & tomorrows book agency, New Dehli.
HUNZIKER A.T. 1955. — *Chenopodium carinatum* en la República Argentina. *Revista Argent. Agron.* 22 : 184-187.
HUNZIKER A.T. 1961. — *Chenopodium carinatum* en Misiones. *Kurtziana* 1 : 304.
HUNZIKER A.T. 1965. — *Chenopodium pumilio* en la República Argentina. *Kurtziana* 2 : 137.
JOHANSEN D. 1940. — *Plant microtechnique.* Mac Graw Hill Book Co. Inc. New York & London.
MACHADO S.R. & SAJO M.G. 1996. — Intercellular pectic protuberances in leaves of some *Xyris* species (Xyridaceae). *Canad. J. Bot.* 74 : 1539-1541.
MARTIN J. & JUNIPER B. 1970. — *The cuticles of plants.* Edward Arnold, London.
MARTINEZ S. 1995. — Caracteres foliares xeromorfos en *Azorella* (Apiaceae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 30 : 167-181.
METCALFE C.R. & CHALK L. 1957. — *Anatomy of the Dicotyledons.* Clarendon Press, Oxford.
METCALFE C.R. & CHALK L. 1979. — *Anatomy of the Dicotyledons*, 2nd ed., vol. 1. Clarendon Press, Oxford.
PEACOCK H. 1966. — *Elementary microtechnique*, 3rd ed. Edward Arnold Ltd., London.
POTGIETER M.J. & VAN WYK A.E. 1992. — Intercellular pectic protuberances in plants : their structure and taxonomic significance. *Bot. Bull. Acad. Sin.* 33 : 295-316.
PYYKKÖ M. 1966. — The leaf anatomy of east patagonian xeromorphic plants. *Ann. Bot. Fenn.* 3 : 453-622.
RAGONESE A.M. 1968. — *Guía de técnicas elementales en Anatomía Vegetal.* Cátedra de Botánica Agrícola, Facultad de Agronomía y Veterinaria. Universidad de Buenos Aires, Argentina.
ROLLERI C., DEFERRARI A.M. & CICIARELLI M.M. 1987. — Epidermis y estomatogénesis en Marattiaceae (Marattiales-Eusporangiopsida). *Revista Mus. La Plata, secc. Bot.* 14 : 129-147.
SAADOUN N. & DECAMPS O. 1991. — A new stomatal type in Chenopodiaceae. *Pl. Syst. Evol.* 177 : 11-16.
SIMÓN L.E. 1987. — Morfología, distribución y valor diagnóstico de los pelos glandulares en especies de *Chenopodium* L. (Chenopodiaceae). *Revista Mus. La Plata, secc. Bot.* 21 : 99-110.
SIMÓN L.E. 1991. — *Caracteres epidérmicos foliares en*

la sistemática de las especies argentinas del género Chenopodium L. (Chenopodiaceae). Tesis Doctoral, Fac. de Cs. Ns., La Plata, Argentina (inédit.).

SIMÓN L.E. 1995. — Essai sur l'histoire paleobiogéographique du genre *Chenopodium* L. subg. *Ambrosia* A.J. Scott. *Biogéographica* 71 : 127-142.

SIMÓN L.E. 1996. — Notas sobre *Chenopodium* L. Subgénero *Ambrosia* A.J. Scott : 1. Taxonomía ; 2. Fitogeografía : áreas disyuntas. *Anal. Jardín Bot. Madrid* 54 : 137-148.

SIMÓN L.E.1997. — Morphologie, ontogénie et valeur adaptative des surfaces glandulaires mucilagènes dans le genre *Chenopodium* L. (Chenopodiaceae). *Compt. Rend. Acad. Sci. Paris*, sér. 3, Sci. Vie 320 : 615-620.

SOLEREDER H. 1908. — *Systematic anatomy of the Dicotyledons* (Trad. L.A. Boodle & F.E. Fritsch), vol. 1. Clarendon Press, Oxford.

STACE C. 1965. — Cuticular studies as an aid to plant taxonomy. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Bot.* 4 : 3-78.

STACE C. 1966. — The use of epidermal characters in phylogenetic considerations. *New Phytol.* 65 : 304-318.

STEBBINS G. 1976. — *Flowering Plants : evolution above the species level.* Harvard University Press, Cambridge, Massachussets.

VENNING F. 1954. — *Manual of advanced plant microtechnique.* Wm. C. Brown Co. Publisher Dubuque, Iowa.

WERKER E., RAVID U. & PUTIEVSKY E. 1985. — Structure of glandular hairs and identification of the main components of their secreted material in some species of the Labiatae. *Israel J. Bot.* 34 : 31-45.

WILKINSON H.P. 1979. — The plant surface (mainly leaf) in METCALFE C.R. & CHALK L. : *Anatomy of the Dicotyledons* 1 : 96-165. Clarendon Press, Oxford.

WILSON P. 1983. — A taxonomic revision of the tribe *Chenopodieae* (Chenopodiaceae) in Australia. *Nuytsia* 4 : 135-262.

WURDACK J.J. 1986. — Atlas of hairs for neotropical Melastomataceae. *Smithsonian Contr. Bot.* 63 : 1-80.

Manuscrit reçu le 15 mai 1997 ;
version révisée acceptée le 22 septembre 1997.